ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE

Année 1975 n° 28

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU TRITON

THÈSE

POUR LE DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

(Diplôme d'Etat)

présentée et soutenue publiquement en 1975
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

DANIEL ASTIER

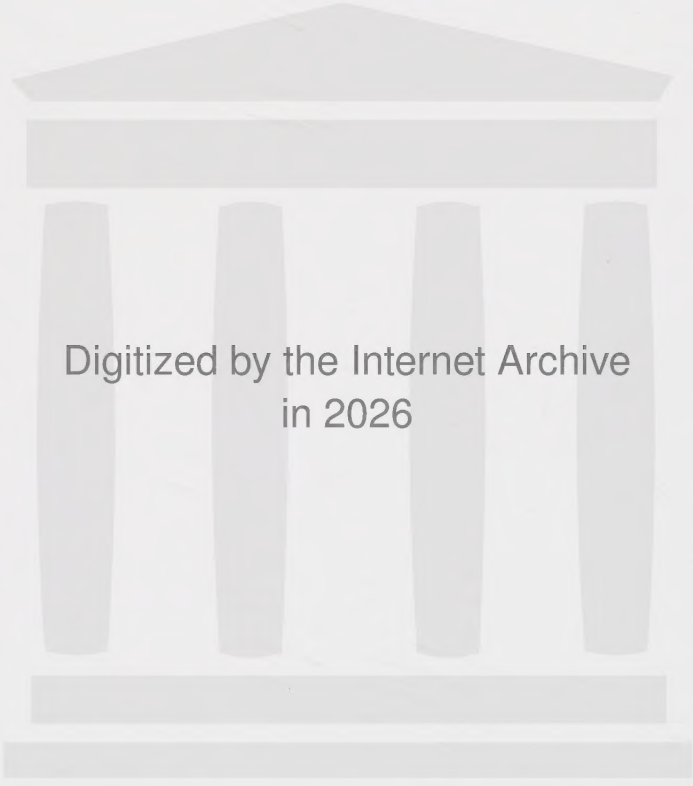
né le 5 décembre 1948 à Versailles (Yvelines)

Membres du Jury :

Président : M. GAYREL,
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : M. BRIZARD,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

M. FALIU,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549604_0013

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

CONTRIBUTION A L'ETUDE

DU TRITON

ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE

Année 1975 nº 28

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU TRITON

THÈSE

POUR LE DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

(Diplôme d'Etat)

présentée et soutenue publiquement en 1975
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

DANIEL ASTIER

né le 5 décembre 1948 à Versailles (Yvelines)

Membres du Jury :

Président : M. GAYREL,
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : M. BRIZARD,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

M. FALIU,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE
DE TOULOUSE

Directeur ..... : MM. LAUTIE
Directeurs Honoraires : PONS,
DARRASPEN,
FLORIO
Professeur Honoraire. : LOMBARD

PERSONNEL ENSEIGNANT

Chaire de Pharmacie et Toxicologie :

Professeur titulaire ....: M. GODFRAIN
Maître Assistant agrégé : Mme BURGAT-
SACAZE

Pharmacie et Toxicologie

Chaire de Physique et Chimie biologiques et médicales :

Professeur titulaire....: M. RICO
Maître Assistant.....: M. BRAUN

Physique Biologique et Médicale
Chimie Biologique et Médicale

Chaire d'Anatomie des animaux domestiques :

Professeur titulaire....: M. PAVAUX

Anatomie Descriptive - Extérieur
Anatomie Appliquée - Tératologie

Chaire de Physiologie et Thérapeutique :

Professeur titulaire.... : M. RUCKEBUSCH
Maître de Conférences
non Chef de Service.... : M. FARGEAS
Maître Assistant..... : M. TOUTAIN

Physiologie - Thérapeutique
et Pharmacodynamie

Chaire d'Histologie - Anatomie Pathologique :

Professeur titulaire.... : M. VAN HAVERBEKE
Professeur Sans Chaire : M. CABANIE
Maître Assistant agrégé : M. MAGNOL

Histologie - Embryologie
Anatomie Pathologique

Chaire d'Hygiène et Industrie des Aliments d'Origine Animale :

Professeur titulaire.... : M. LABIE
Maître Assistant ..... : M. EECKHOUTTE
Maître Assistant ..... : Mme BENARD

Hygiène, Inspection, Contrôle
et Technologie des Denrées Alimentaires
d'origine animale

Chaire et Parasitologie et Maladies Parasitaires :

Professeur titulaire.... : M. BRIZARD
Maître de Conférences
non Chef de Service.... : M. DORCHIES

Zoologie appliquée - Parasitologie
externe - Parasitologie interne
Clinique

Chaire de Séméiologie et Pathologie Médicale des Equidés et Carnivores :

Professeur titulaire.... : M. FLORIO
Professeur Sans Chaire : M. LESCURE
Maître Assistant agrégé : M. GUELFI

Séméiologie et Pathologie Médicale
des Equidés et Carnivores
Législation Vétérinaire et Déontologie
Clinique

Chaire de Pathologie Médicale du Bétail et des Animaux de Basse-Cour :

Professeur titulaire.... : M. TOURNUT
Professeur Sans Chaire : M. ESPINASSE
Maître Assistant..... : M. BEZILLE

Séméiologie et Pathologie Médicale
du Bétail et Animaux de Basse-cour
Clinique - Clinique Ambulatoire

Chaire de Pathologie Chirurgicale :

Professeur titulaire.... : M. CAZIEUX
Maître Assistant..... : M. DICKELE
Maître Assistant..... : M. GENEVOIS

Propédeutique et Séméiologie
Chirurgicale Technique Chirurgicale
Pathologie Chirurgicale

Chaire de Pathologie de la Reproduction :

Professeur titulaire.... : M. BERTHELON
Professeur Sans Chaire : M. ROYAL
Maître Assistant .....: M. TAINTURIER

Séméiologie et Propédeutique
Pathologie de la Reproduction
Obstétrique - Clinique

Chaire de Maladies Contagieuses - Zoonoses - Législation Sanitaire :

Professeur titulaire.... : M. SAURAT
Maître de Conférences
non Chef de Service .... : M. CHANTAL
Maître Assistant ..... : M. GANIERE

Maladies Contagieuses
Zoonoses
Législation sanitaire

Chaire de Pathologie Générale - Microbiologie - Immunologie :

Professeur titulaire.... : M. LAUTIE
Maître Assistant..... : M. MEIGNIER

Microbiologie - Immunologie
Pathologie générale

Chaire de Zootechnie et Economie Rurale :

Professeur titulaire.... : M. QUEINNEC
Maître Assistant..... : M. DARRE

Ethnologie - Génétique appliquée
Hygiène générale - Zootechnie
Elevage
Economie Générale et des Productions Animales

Chaire d'Alimentation :

Professeur titulaire.... : M. FALIU
Professeur Sans Chaire : M. GRIESS
Maître Assistant..... : M. PARAGON

Botanique appliquée et Bromatologie
Agronomie - Alimentation

COURS COMPLEMENTAIRES

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs ANGELIER, ARMENGAUD, BAZEX, BENQUET, BLANC, BOURBON CANDAU, CHANCHUS, COMBES, COMBRET, FERNET, LAGARRIGUE, LARROUY, MONIER, RIVES.

La faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsables des opinions émises par les candidats.

(Délibération de la Faculté en date du 10 Mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 Juin 1924.)

A MES PARENTS, en témoignage de profonde affection et de reconnaissance.

A MA FEMME et MES ENFANTS avec toute ma tendresse.

A MES BEAUX-PARENTS.

A tous ceux qui me sont chers.

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur GAYREL

de l'Université Paul Sabatier de TOULOUSE

Qui nous a fait l'honneur
d'accepter la présidence de
notre jury de thèse.

A NOTRE JURY DE THESE

A Monsieur le Professeur BRIZARD, titulaire de la chaire de Parasitologie et de Zoologie appliquée de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse qui s'est toujours efforcé, dans sa grande sagesse, de se rapprocher de ses élèves.

A Monsieur le Professeur FALIU

Qui a si aimablement accepté de faire partie de notre jury de thèse.

A tous ceux de mes Maîtres
et Professeurs qui m'ont fait comprendre que l'observation était à la fois la première démarche scientifique et le commencement de la sagesse.

A tous mes Amis qui par leurs critiques quelque fois constructives, leur souci de me porter la contradiction et bien souvent leur mauvaise foi, m'ont finalement beaucoup aidé.

Nous voulons remercier en outre et plus particulièrement :

- Le Docteur Vétérinaire J.P. VAISSAIRE pour ses conseils attentifs et toujours éclairés.

- Monsieur VALLEAU, Professeur en préparation grâce à l'enseignement duquel se sont ouvertes à moi les portes de l'Ecole Vétérinaire.

- Le Docteur Vétérinaire Jean-Louis GROSIA qui nous a fait comprendre, au cours de conversations amicales que la vérité jaillissait du choc des idées.

TABLE DES MATIERES

- Introduction ..... page : 22
- Mythologie ..... - : 24
- Généralités..... - : 26
- Classification et Evolution.. - : 31
- Description :
  - . Triton crêté ..... - : 38
  - . Triton marbré..... - : 42
  - . Triton alpestre ..... - : 45
  - . Triton ponctué..... - : 49
  - . Triton palmé ..... - : 51
- Sexualité et reproduction : - : 57
  - . Appareil uro-génital - : 60
  - . Parade nuptiale..... - : 65
  - . La ponte..... - : 72
  - . Développement et Métamorphoses ..... - : 75
  - . La néoténie ..... - : 80
- Alimentation - Comportement - : 82
- Le triton en laboratoire.... - : 91
- Conclusion..... - :115

INTRODUCTION

L'observation n'est pas seulement la première démarche scientifique, elle est aussi un des premiers actes conscients, inconscients même de l'homme. De grossière qu'elle est au début, elle s'affine de plus en plus à mesure que croît chez l'homme le désir de connaître puis celui de comprendre...

Il en va de même pour l'enfant qui, observant les animaux, s'attache d'abord à ceux qui lui sont familiers... Le chien, le chat, l'oiseau et le poisson rouge seront ses premiers contacts avec le règne animal. Plus tard, il découvrira combien est intéressant le monde mytérieux des insectes et passionnante l'étude du peuple des mares et des étangs qui sont autant de biotopes différents et complexes sous leur apparente quiétude et simplicité.

Ainsi vint l'idée de cette thèse consacrée à un représentant du monde aquatique, méconnu de beaucoup, souvent même qualifié de répugnant, quand il n'est pas affublé d'un des mille et un préjugés ridicules qui ont cours sur les batraciens.

Riche en couleur pourtant, mais toute discrétion, le Triton n'est bien connu que des spécialistes. Le zoologiste et le chercheur connaissent ses moeurs et les enseignements qu'on a pu tirer en laboratoire. Ils savent son rôle en recherche embryologique, physiologique ou dans les travaux sur la régénération. L'écologiste ne méconnait pas sa place dans les grands cycles naturels. Pour l'historien il évoque enfin l'image du dieu grec surgissant des flots pour souffler dans une conque marine.

Ces quelques phrases résument d'ailleurs le sujet de cette thèse puisque nous examinerons successivement le Triton sous un angle zoologique puis en tant qu'animal de laboratoire.

Il nous est en effet apparu nécessaire de traiter en premier lieu la partie zoologique en décrivant les cinq espèces françaises, pour ensuite aborder la question de l'utilisation en laboratoire. Dans la première partie, nous ferons en outre, une étude du comportement du Triton dans les deux grandes fonctions que sont l'alimentation et la reproduction. Ayant ainsi une idée assez juste de l'animal, on ne pourra que mieux apprécier sa malléabilité en expérimentation.

MYTHOLOGIE

TRITON appartient à la grande famille des dieux grecs. Hésiode, poète grec né au milieu du huitième siècle avant Jésus-Christ à ASCRA, village de BEOTIE, le dit être fils des amours de POSEIDON, dieu des mers et d'AMPHITRITE, reine de la mer, "Celle qui entoure le monde".

La tradition le représente tantôt comme un dieu sage et bienveillant, tantôt comme un dieu aux colères redoutables qui habitait avec POSEIDON et AMPHITRITE, un palais au fond de la mer. On situe l'emplacement de celui-ci aux abords de la mer tripolitaine.

Il eut maintes aventures avec les nymphes de la mer, filles de NEREE, les NEREIDES, qui étaient, l'on suppose, au nombre de cinquante. Il entra en conflit avec HERACLES qui tentait de lui ravir le secret des HESPERIDES, les trois soeurs qui gardaient, en compagnie du dragon LADON, les pommes d'or que la Terre avait donné à HERA à l'occasion de son mariage... HERACLES en s'en emparant, accéda à l'immortalité.

En lutte contre DIONYSOS, dieu du vin et de l'ivresse TRITON fut vaincu par

celui-ci à TANAGRA, village de BEOTIE sur les rives de l'ASOPOS, non loin de THEBES, grâce aux effets du vin auxquels il ne put résister.

A côté de lui, la mythologie grecque admit, à partir du quatrième siècle avant Jésus-Christ, l'existence de nombreux tritons ses descendants, personnifiant les flots. On les voit souvent représentés combattant à ses côtés ou tirant le char de POSEIDON et d'AMPHITRITE.

TRITON possédait le don de prophétie. Son principal attribut était une conque marine, au son si éclatant, qu'on l'entendait aux extrémités de la terre. On le représentait avec un corps d'homme à la barbe abondante possédant une queue de poisson.

Comme on le voit, nous sommes bien loin du petit batracien de nos pièces d'eau et la ressemblance est bien mince. Toutefois, le triton, de nos jours, amphibien comme son illustre ancêtre était amphibie, a peut être hérité de celui-ci un peu de la fougue dont il fait montre à l'époque de la reproduction.

GENERALITES

Les tritons sont des urodèles lacertiformes présents uniquement dans l'hémisphère nord. Leur queue, quelquefois ornée d'une crête dorsale, est comprimée latéralement. Les doigts sont au nombre de quatre aux membres antérieurs, de cinq aux postérieurs. Leur peau, très adaptée à la respiration, est granuleuse chez beaucoup d'espèdes et possède de nombreuses glandes tégumentaires. Elle est plus adhérente aux muscles sous-jacents que chez les anoures à cause de l'absence des sacs lymphatiques.

Leur langue, disco-ovalaire, est libre sur les côtés et adhérente, ou tout au moins peu libre, en arrière. Les dents voméro-palatines sont sur deux rangées longitudinales et un peu courbées ou convergentes en avant, en forme de V renversé.

Dans l'ensemble, leur organisation est plus primitive que celle des anoures, témoins les caractères suivants :

- persistance de deux crosses aortiques.
- absence d'oreille moyenne et de tympan.
- grand nombre de vertèbres dont une trentaine caudales.

- vertèbres de type opisthocoele.
- le rein fonctionnel est un mésonephros.

Menant comme la grande majorité des batraciens une existence amphibie, le triton passe les deux tiers de l'année dans l'eau. Il ne vit en milieu aérien que pendant l'hiver. C'est l'hibernation pendant laquelle son métabolisme se ralentit et qu'il passe caché sous les pierres, dans les creux ou les touffes d'herbe ; tous abris assez humides, puisqu'il a besoin d'un degré hygrométrique élevé sous peine de mort par dessication.

De retour à l'eau à la fin de l'hiver, il entre dans la période de reproduction durant laquelle le dimorphisme sexuel est très important. Celui-ci se manifeste par l'apparition chez le mâle d'une crête dorsale et caudale, d'une palmure des orteils et d'une livrée colorée et brillante.

Une parade nuptiale compliquée précède l'émission par le mâle d'un spermatophore par le moyen duquel va se faire la fécondation interne. Tous les tritons sont strictement ovipares et leurs larves à branchies externes, en houppe, présentent des métamorphoses peu spectaculaires.

Suit cette période une phase d'alimentation pendant laquelle le triton ne cherche qu'à se nourrir, alors qu'il s'en était désintéressé à la période précédente. Il est essentiellement carnivore et ne se nourrit que de proies vivantes. La belle saison passée, il reste encore aquatique quelque temps pendant

l'arrière saison puis remonte à terre pour hiberner.

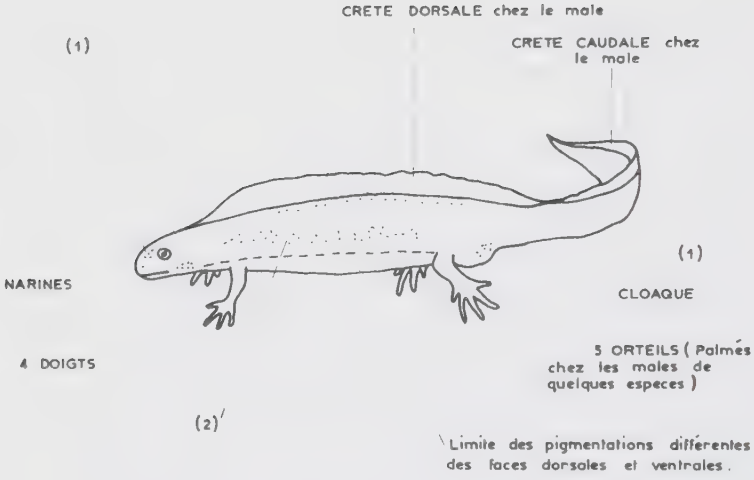
Amphibie, le triton ne l'est que dans le temps, et si la larve possède des branchies, l'adulte, lui, n'a qu'une respiration pulmonaire (si l'on excepte bien sûr la respiration cutanée toujours assez importante chez les batraciens). Il doit, donc lors de sa vie aquatique, remonter de temps en temps à la surface pour respirer. Il absorbe ainsi une quantité d'air suffisante qui lui permettra d'ailleurs de se mouvoir en profondeur. En effet, il laisse échapper quelques bulles d'air, faisant ainsi varier sa densité et s'enfonce sans mouvements inutiles.

Le triton nage en ondulant du corps et de la queue, les membres repliés sur les côtés ou sous le corps. Il ne se sert de ceux-ci que pour s'équilibrer. A terre, il conserve le même mouvement et avance en serpentant, s'aidant de ses membres sur lesquels il pousse. Son ventre touche toujours terre au contraire des salamandres par exemple , qui peuvent avancer dressées sur leurs quatre membres. C'est donc une véritable reptation. Autant il est habile et gracieux dans l'eau, autant il se déplace avec difficulté sur le sol.

Comme les salamandres, il possède des glandes vénimeuses sur le corps mais sans appareil inoculateur. Ces glandes secrètent surtout lorsque l'animal est irrité. Le venin du triton crêté peut provoquer de vives irritations de la conjonctive et de la pituitaire, mais il n'est vraiment dangereux qu'en injection intraveineuse. Il provoque ainsi l'arrêt

cardiaque chez le chien. Il ne s'agit en fait que d'une arme défensive contre ses nombreux prédateurs. En effet, sous l'action des phénomènes mécaniques de la déglutition, les poches à venin du triton crèvent, libérant ainsi leur contenu sur les muqueuses digestives du prédateur. Il s'en suit un rapide vomissement de ce dernier permettant la survie du triton. Les crapauds utilisent d'ailleurs la même arme défensive avec réussite. Il possède en outre des glandes tégumentaires dites "glandes hédoniques" jouant un rôle important dans les préliminaires de la fécondation.

Les tritons muent périodiquement ; cette mue est en relation avec la croissance bien sûr, mais peut aussi survenir à la suite de modifications physiologiques, ou plus simplement après une variation de température de l'eau. La couche superficielle de l'épiderme, kératinisée, se détache en commençant au niveau de la tête, formant une étroite envoloppe de laquelle l'animal sort avec difficulté. Cette enveloppe, translucide, très mince, reproduit tous les détails de l'anatomie externe du triton. Très souvent d'ailleurs celui-ci l'ingère une fois qu'il en est sorti.



(1) Glandes hédoniques.
(2) Glandes vénimeuses.

CLASSIFICATION ET EVOLUTION

Les tritons appartiennent à la classe des AMPHIBIENS et à l'ordre des URODELES, du grec OURA : queue et DELOS : évidente. Ce sont donc des batraciens caudés par opposition aux anoures (type grenouille) et à quatre membres égaux et évidents par opposition aux apodes ou gymnophiones, les deux autres ordres actuels de la classe des amphibiens.

Ils appartiennent au sous-ordre des CADUCIBRANCHES, c'est-à-dire aux urodèles dont l'adulte perd les branchies spécifiques de l'état larvaire (mis à part la néoténie qui est une exception et que nous étudierons en son temps), possède des paupières et un maxillaire supérieur.

La famille des SALAMANDRIDES à laquelle les tritons appartiennent se définit par les caractères suivants: présence de paupières mobiles et de dents palatines sur deux rangs longitudinaux. A l'intérieur de cette famille, nous trouvons le genre TRITURUS sur lequel nous allons porter notre attention et qui comprend une vingtaine d'espèces dont cinq habitent la France. C'est à celles-ci que nous nous intéresserons en particulier. Ce sont :

- Le triton alpestre : Triturus alpestris.

- Le triton crêté : Triturus cristata.
- Le triton marbré : Triturus marmorata.
- Le triton palmé : Triturus palmatus ou T. helveticus.
- Le triton ponctué ou triton vulgaire : Triturus punctatus, Triturus vulgaris, Triturus taeniatus.

Le nom de genre : Triturus, est le nom actuel. Les tritons furent longtemps désignés par le nom de genre TRITON puis par celui de MOLGE. Il semble que TRITURUS soit définitif.

Si le schéma évolutif des anoures semble à peu près défini, il n'en va pas de même pour les urodèles donc pour les tritons.

Les plus anciens ancêtres connus des amphibiens sont les poissons CROSSOPTERIGIENS dont beaucoup d'espèces actuelles dérivent, d'ailleurs, plus ou moins directement. Des crossoptérigiens se dégagent rapidement deux grands groupes de poissons, les POROLEPIFORMES et les OSTEOLEPIFORMES. Des premiers on a cherché à faire descendre les urodèles mais l'absence de tous fossiles de transition ramène cette théorie au rang d'hypothèse de travail. Les seconds, en revanche sont connus comme étant la souche commune de nombreuses formes actuelles.

Dès le DEVONIEN supérieur, se différencient des OSTEOLEPIFORMES, les ICHTHYOSTEGIDES. Leur représentant le plus connu est l'ICHTHYOSTEGA. Cet être composite mi-poisson crossoptérigien, mi-amphibien, était une sorte de grosse salamandre d'un mètre environ de longueur. Il avait comme particularité de présenter sur la face dorsale de la queue, une longue nageoire supportée par des rayons ossifiés comme chez les poissons. C'est le plus ancien des tétrapodes connus. Ses restes ont été découverts dans le vieux grès rouge du Groënland.

Les EMBLOMERES, les premiers LABYRINTHODONTHES (qui tirent leur nom de leurs dents à dentine plissée en méandre) se distinguent d'une forme très voisine de l'Ichthyostega dès la fin du Dévonien. C'était des individus salamandriformes, au crâne allongé et pourvus d'une nageoire caudale qui n'était

qu'un simple replis cutané, sans rayons osseux.

Peu adaptés à une existence terrestre et pourvus de quatre membres grêles, ils vivaient aux abords immédiats de l'eau.

Les RACHITOMES qui évoluèrent pendant le PERMIEN inférieur et le TRIAS menaient vraisemblablement une existence amphibie. De corps allongé et de crâne long et étroit, ils étaient mieux adaptés à la vie terrestre que les Emblomères dont ils dérivaient et se déplaçaient sur quatre membres robustes et puissants.

Apparaît ensuite une tendance marquée à un retour à des moeurs plus aquatiques. Cette tendance était très nette chez les LEPTOSPONDYLES qui présentaient des formes variées de réadaptation à l'élément liquide. Certains étaient serpentiformes, sans pattes, d'autres, vivant sans doute en profondeur, avaient la tête large et aplatie et les membres encore réduits. C'est, semble-t-il parmi ces formes que l'on doit chercher l'ascendance des apodes et des urodèles.

D'autre part, des Rachitomes, les STEREOSPONDYLES, font aussi retour au milieu plus aquatique. Moins cependant que les Leptospondyles car leur milieu était, en fait, plus humide qu'aquatique. D'eux, l'évolution jusqu'aux anoures avec réadaptation progressive à l'habitat terrestre est plus évidente, témoin le PROTOBATRACHUS retrouvé à Madagascar.

Ce n'est bien sûr que la découverte des fossiles des formes intermédiaires qui pourra confirmer ces hypothèses. Il apparaît cependant, que ce schéma ne demande qu'à être vérifié.

Signalons enfin la découverte en 1826 de restes fossiles décrits tout d'abord par SCHENCHZER comme étant les restes d'un homme témoin du déluge. CUVIER démontra que ces fossiles correspondaient en fait à celui d'un urodèle proche de la grande salamandre de Chine et du Japon. Schenchzer avait simplement confondu le crâne de cet urodèle avec ... un bassin humain !

CLASSIFICATION

Classe des AMPHIBIENS

- Ordre des STEGOCEPHALES (Fossiles)
- Ordre des ANOURES (dépourvus de queue)
- Ordre des APODES (dépourvus de membres)

Ordre des URODELES
(Du grec OURA : queue et DELOS : évidente)

- Sous-ordre des PERENNIBRANCHES (présence des branchies chez l'adulte)

Sous-ordre des CADUCIBRANCHES
(Urodèles lacertiformes dont l'adulte est dépourvu de branchies)

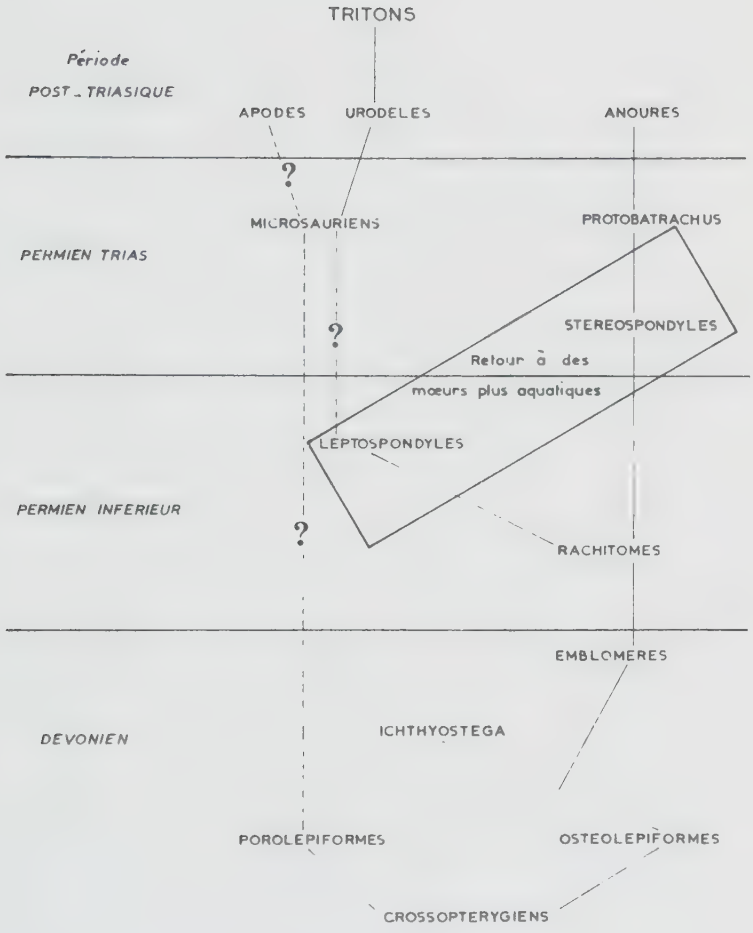
- Famille des AMPHIUMIDES
- Famille des AMBLYSTOMIDES
- Famille des PLETHODONTIDES
- Famille des HYNOBIDES

Famille des SALAMANDRIDES

- Genre SALAMANDRA
- Genre SALAMANDRINA
- Genre EUPROCTUS
- Genre PLEURODELES

Genre TRITURUS

- TRITURUS ALPESTRIS
- TRITURUS MARMORATA
- TRITURUS CRISTATA
- TRITURUS VULGARIS
- TRITURUS PALMATUS


TRITONS
Période
POST_TRIASIQUE
APODES
URODELES
ANOURES
?
MICROSAURIENS
PROTOBATRACHUS
PERMIEN TRIAS
?
STEREOSPONDYLES
Retour à des
mœurs plus aquatiques
LEPTOSPONDYLES
PERMIEN INFERIEUR
?
RACHITOMES
EMBLOMERES
DEVONIEN
ICHTHYOSTEGA
POROLEPIFORMES
OSTEOLEPIFORMES
CROSSOPTERYGIENS

LE TRITON CRETE

(Triturus cristatus)

Le triton à crête mesure une quinzaine de centimètres, son maximum de taille est de dix-sept centimètres. On le trouve dans toute l'Europe Centrale, la Grande-Bretagne et le Sud de la Scandinavie. Il n'est pas présent dans le Sud de la France.

On le nomme aussi "Salamandre d'eau" car il habite les eaux faiblement courantes et même stagnantes ; il vit entre les racines, les plantes aquatiques, les débris végétaux en décomposition et sous les pierres. C'est dire qu'il recherche avant tout l'humidité mais surtout l'ombre.

Il a aussi reçu le nom commun de "Triton à verrues" à cause des nombreuses verrues caractéristiques qui couvrent son corps. Ces verrues sont dues à la présence sous la peau de glandes vénimeuses, très nettement perçues lorsque, sous l'effet d'une excitation de l'animal, elles secrètent du venin en quantité plus abondante.

Le museau est arrondi, très convexe et assez large, sans sillons longitudinaux ; le sommet de la tête est aplati.

Le tronc est arrondi, légèrement renflé en son milieu. La femelle possède un sillon médio-dorsal longitudinal assez prononcé qui remplace la haute crête denticulée apparaissant chez le mâle à la période des

amours. Chez celui-ci la queue est également pourvue d'une crête dorsale moins denticulée que la précédente, à bords réguliers même, chez certains individus. Cette crête dorso-caudale est toujours séparée de la crête dorsale par une profonde échancrure. La queue, très large à sa base, s'effile progressivement pour se terminer par une pointe assez aigüe.

Les orteils sont toujours libres, quelle que soit la période et toujours plus longs chez le mâle que chez la femelle.

Le dos est brun, olivâtre ou noirâtre avec des taches plus sombres plus ou moins estompées, souvent peu distinctes du reste de la coloration.

Le dessus de la tête est marbré de noir et de blanc chez le mâle lorsque celui-ci est en parure de noces. Il peut exceptionnellement exister une raie vertébrale de couleur jaune chez la femelle et plus rarement encore chez le jeune.

Les flancs sont piquetés de nombreux points blancs se détachant nettement sur le fond plus sombre de la peau. Prolongeant cette série de points, apparaît chez le mâle, au moment de la reproduction, une bande blanc-nacré ou argentée de chaque côté de la queue.

La couleur du ventre varie du jaune citron à l'orange vif. Il est plus ou moins tacheté ou marbré de noir ou de brun mais ce n'est pas un caractère constant ; en effet, chez certains individus, il n'existe ni taches

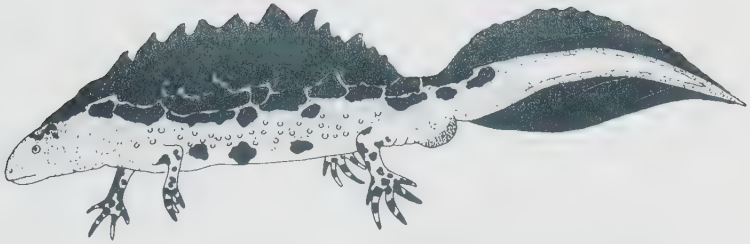
ni marbrures alors que chez d'autres, le noir domine. La coloration du ventre peut même s'élever de chaque côté de l'animal et atteindre les flancs ou envahir la face supérieure. Dans ce dernier cas, taches et marbrures persistent.

Chez la femelle, la tranche inférieure de la queue est jaune ou orange, toujours beaucoup plus sombre chez le mâle. Les doigts et les orteils sont jaunes, annelés de noir.

Cette livrée n'est pas fixe . En effet, elle varie beaucoup selon les régions et les sous-espèces ainsi qu'au sein d'une de celles-ci, suivant le lieu et la saison. Le schéma de base reste néanmoins valable.

La longévité du triton crêté est importante. Certains individus conservés en aquarium ont vécu plus de trente ans.

LE TRITON CRÊTÉ



Mâle en parure de noces.

Femelle.

LE TRITON MARBRE

(Triturus marmorata)

C'est une très belle espèce de triton qui a le même habitat que le triton à crête ; c'est-à-dire, les mares sombres, herbeuses ou boueuses. Sa zone de répartition géographique se situe au sud d'une ligne joignant la Normandie à la Bourgogne. De même, on le trouve dans toute la péninsule Ibérique.

C'est une grande espèce dont les représentants atteignent souvent dix-sept centimètres de longueur. La forme générale du corps rappelle celle du triton à crête. Le triton marbré s'en distingue toutefois par un crâne beaucoup plus large, une tête plus massive et une allure plus trappue. En outre, chez le mâle, la crête est à bords entiers ou légèrement festonnés, peu élevée, sans séparation entre le dos et la queue alternativement barrée de noir et de blanchâtre.

La couleur de la face supérieure du vert pomme au jaune verdâtre en passant par le vert olive ou même un jaune plus franc rappelant celui des salamandres. Toutes ces teintes sont marbrées de noir ou de brun.

Chez la femelle et le jeune, la crête dorsale du mâle est remplacée par une ligne vertébrale jaune ou orange. Les flancs, brunâtres, sont comme chez le triton crêté,

piquetés de nombreux points blancs. De même, une bande argentée ou nacrée apparaît de chaque côté de la queue du mâle en parure de noces.

La face inférieure est de couleur très variables, elle est dans l'ensemble très sombre, brune ou noirâtre, quelquefois tachée ou marbrée de blanc.

Les doigts et les orteils, jaunes ou verts, sont annelés de noir et restent toujours libres.

C'est le long de la ligne Normandie-Bourgogne, limite septentrionale de l'aire de présence du triton marbré que coexistent ceux-ci et les tritons à crête. Rappelons que le triton marbré est présent dans la moitié nord de la France. C'est dans les mares de ces régions que l'on a trouvé un hybride de ces deux tritons. Il a tout d'abord été décrit comme une espèces distincte sous le nom de "Triton blasii" ou triton de Blasius.

Ces hybrides présentent les caractères intermédiaires entre les deux espèces. La face supérieure est vert olive à marbrures foncées, les parties inférieures sont orangées, tachées de noir. La crête du mâle est faiblement dentée. Cet animal, toutefois, reste en très faible quantité dans la nature car l'affinité entre les deux espèces n'est pas très importante et que les rencontres ne sont que sopradiques. Wolterstorff a réussit le premier à le reproduire en aquarium avec le triton marbré et la variété "Karelinii" du triton crêté.

LE TRITON MARBRÉ

Mâle en parure de noces.

Femelle.

LE TRITON ALPESTRE

(Triturus alpestris)

C'est la plus belle espèce de triton que l'on rencontre en France, non pour sa taille mais par la richesse de ses coloris qui peut en faire un véritable animal d'ornement. Sa taille est inférieure à celle des espèces précédentes : le mâle mesure jusqu'à dix centimètres, la femelle, un peu plus grande, peut atteindre douze centimètres.

On le rencontre au nord de la Loire ainsi que dans les Alpes jusqu'à 2 600 mètres d'altitude et au nord de l'Italie. Il est aussi présent aux Pays-Bas, en Suisse, Belgique, Autriche et Roumanie.

C'est l'espèce la plus aquatique. En effet, il n'est pas rare qu'il ne quitte pas l'eau, la saison des amours terminée. On l'y rencontre jusque dans l'arrière-saison et même en hiver. Dans les régions froides ou dans les puits profonds qu'il leur est impossible de quitter, les tritons alpestres sont essentiellement aquatiques ; c'est-à-dire que même si leur activité se ralentit en hiver, ils s'adaptent pour faire de l'élément liquide, un milieu protecteur. Dans ce cas, il se peut que les larves n'acquièrent pas les organes nécessaires à la vie terrestre et conservent leur branchies au moment de la maturité (voir chapitre sur la néoténie). De même, conservés en

aquarium, ils restent exclusivement aquatiques et gardent leur activité toute l'année.

Le peau du triton alpestre est lisse ou peu rugueuse. Elle est toujours lisse sur la face ventrale.

Chez le mâle, la face dorsale peut être grise, bleutée ou violette, uniforme ou tachetée ou marbrée de noir. La crête dorsale, sans échancrure au niveau de la naissance de la queue, est relativement basse. Elle est à bords rectilignes, de couleur jaune, ornée de taches noires souvent disposées en zig-zag.

Sur les flancs, se trouvent deux lignes parallèles, blanc jaunâtre, tachetées de noir, bordées en dessous par une ligne bleu azur qui les sépare nettement de la face ventrale. Celle-ci varie du jaune vif au rouge vermillon.

La coloration de la queue prolonge celle du tronc, sa face ventrale est jaune ou orange à taches noires arrondies.

La femelle est brune, grise, olivâtre sur la face dorsale, plus ou moins marbrée de noir ou de brun. Elle possède la même coloration que le mâle pour les parties latérales et ventrales ainsi que pour la face inférieure de la queue. Le ventre est toujours exempt de taches noires mis à part quelques petits points sous la gorge.

Nous ne pouvons résister au plaisir de donner maintenant la description qu'en a fait CHAMPY. Celui-ci a écrit de fort belles pages sur le triton alpestre en particulier :

"La tonalité générale du dos des mâles est bleu foncé. Des marbrures se dessinent sur ses flancs mais vagues et comme noyés dans la teinte bleutée générale . Puis, apparaissent trois lignes de points noirs arrondis de deux millimètres de diamètre, au moins, disposés sur une bande de pigments blanc nacré. Au-dessous de cette bande, s'en voit un autre, bleu de ciel, de trois à quatre millimètres de large, bien nette sur les flancs, se perdant un peu quoiqu'encore visible sur la queue. Le cloaque a cinq grosses taches noirâtres. Les côtés des joues ont une série de points noirs sur fond nacré ou jaune pâle. Ces points se prolongent sur les côtés du cou en un collier complet ou non. Les pattes sont recouvertes d'un système analogue de grandes taches arrondies, noir sur jaune, plus ou moins estompées de pigments bleu ciel ou blancs. Le ventre est jaune orangé d'un rouge tuile chez certains individus, toujours d'un ton plus vif chez la femelle. Enfin, la crête dorso-caudale, effilée en pointe vers l'arrière est d'une tonalité jaune et rehaussée de taches noires."

Ajoutons pour terminer cette description, que les orteils du mâle sont toujours libres quelle que soit la saison.

LE TRITON ALPESTRE

en parure de noces .

LE TRITON PONCTUE
ou
TRITON VULGAIRE

(Triturus punctatus, Triturus vulgaris, Triturus taeniatus)

Le triton ponctué ou vulgaire est sans doute l'espèce la plus commune en Europe. C'est une petite espèce dont les dimensions varient de 80 à 110 mm. Il habite toute l'Europe centrale à l'exception du sud de la France et s'étend très au nord, jusqu' en Irlande, Ecosse, Scandinavie et Nord de la Russie. A l'Est, il habite les parties d' Asie voisines de l'Europe. A l'Ouest, l'espèce devient locale et est sporadique en Bretagne et dans l'Angleterre du sud-ouest.

On le trouve dans les eaux stagnantes des mares ou en eau faiblement courante. Il est aussi commun en plaine qu'en montagne où il habite jusqu'à 1 600 m d'altitude.

La peau est toujours lisse chez le mâle, légèrement granuleuse chez la femelle. Le museau, assez allongé, est conique subtronqué chez le mâle et plus arrondi chez la femelle, creusé de trois sillons longitudinaux sur sa face supérieure. Le corps est arrondi. Le mâle en parure de noces possède une haute crête à bords festonnés qui s'étend sans interruption du museau au bout de la queue ; elle se termine alors en pointe aigüe. Chez

la femelle, la crête est remplacée par un petit repli cutané souvent peu visible. Les orteils du mâle, au moment de la reproduction sont plus allongés que ceux de la femelle et ornés d'un repli cutané qui ne constitue pas pour autant une véritable palmure.

La couleur des parties dorsales varie du brun au vert olive, quelque fois rougeâtre chez les jeunes. Chez ceux-ci ainsi que chez la femelle, on remarque souvent une série de petits points foncés qui peuvent devenir confluents jusqu'à former de chaque côté de l'animal une ligne noirâtre.

Chez le mâle, les flancs sont ornés, le plus souvent, de grandes taches noirâtres, arrondies, presque jamais réunies. Toujours chez celui-ci, on note la présence sur la tête, de cinq lignes noires parallèles. Il en existe toujours une au niveau de l'oeil, interrompue par l'iris doré.

La face ventrale varie du blanc au jaune pâle avec une bande médiane orange ou rouge vif. Elle est tachetée de noir, points noirs chez la femelle, grandes taches arrondies, au contraire, chez le mâle. Ces taches, surtout chez la femelle, sont parfois confluentes au point de former une ligne sombre de chaque côté du ventre.

La face inférieure de la queue va du jaune à l'orange chez la femelle alors qu'elle est rouge et barrée de noir chez le mâle en parure de noces.

LE TRITON PALME

(Triturus palmatus, Triturus helveticus)

C'est la plus petite des espèces françaises, sa taille n'excède pas 8 cm. C'est aussi l'espèce la plus commune en France puisqu'on la rencontre sur tout le territoire, en plaine comme en montagne jusqu'à 1 000 mètres d'altitude. Dans l'ensemble, son habitat est occidental, on le trouve au nord de la péninsule ibérique, en Grande-Bretagne, en Suisse, Belgique et Hollande. Plus à l'Est, déjà en Allemagne, il devient sporadique et ne fréquente que les endroits montagneux et boisés.

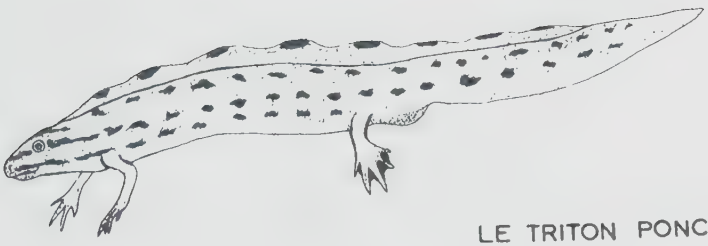
Son museau est plus large que celui du triton ponctué. Le corps est de section à peu près quadrangulaire. Chez le mâle en parure de noces, on note une crête basse, non denticulée, peu ou pas séparée de la crête caudale ainsi qu'un repli cutané de chaque côté du dos. La queue est tronquée à son extrémité et se prolonge par un filament. Les orteils du mâle ne sont palmés qu'au moment de la reproduction.

La femelle ressemble beaucoup à celle du triton ponctué mais s'en distingue par un filament caudal toutefois beaucoup moins important que celui du mâle. Le caractère

essentiel de diagnose entre les deux espèces est l'absence, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, de pigmentation de la gorge. Celle-ci apparaît donc couleur chair.

La coloration des autres parties du corps rappelle celle du triton ponctué, surtout chez la femelle. Chez le mâle, la face supérieure est brune ou olivâtre, tachetée ou pointillée de noir. De chaque côté de la tête, existe une raie noire qui traverse l'oeil. La crête dorsale est noirâtre, quelquefois marquée de taches plus sombres. La zone médiane du ventre est d'un orange très doux rarement marqué de taches noires. Sur les côtés de la queue, on note en général, deux séries de taches noires, la tranche inférieure de celle-ci est d'un gris bleuâtre.

Bien que semblant très proche du triton ponctué tant par sa taille que par sa coloration, on n'a jamais, naturellement ou expérimentalement, observé d'hybrides entre ces deux espèces, comme c'était le cas entre le triton crêté et le triton marbré.



LE TRITON PONCTUE

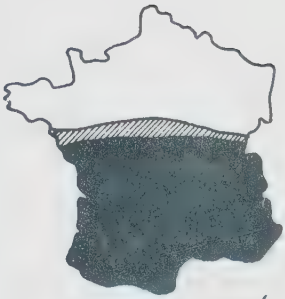
LE TRITON PALME

DIAGNOSE

crête dorsale (♂ seulement)	longueur	coloration du dos	coloration du ventre	peau	orteils	espèce
dentelée en scie	jusqu'à 160 mm	brun, olivâtre, noir, taches sombres peu distinctes	jaune, orange tacheté ou marbré de noir	+ ou - rugueuse	libres	Triturus cristata
à bords entiers ou festonnés	jusqu'à 170 mm	vert olive ou pomme jaune verdâtre marbré de brun	brun ou noirâtre piqueté de blanc	+ ou - rugueuse		Triturus marmorata
	♂ 100 mm ♀ 120 mm	gris bleu violet, souvent tacheté de noir	jaune, orange rouge sans taches	lisse dessous rugueuse dessus		Triturus alpestris
	80 à 110 mm	brun olivâtre une bande foncée de chaque côté	jaune, orange taches arrondies points noirs	lisse	ornés d'une membrane (♂)	Triturus vulgaris
très basse à bords entiers	60 à 80 mm	brun olivâtre pointillé de noir	gorge couleur chair pas de pigments	lisse	palmés (♂)	Triturus palmatus

AIRES de PRESENCE

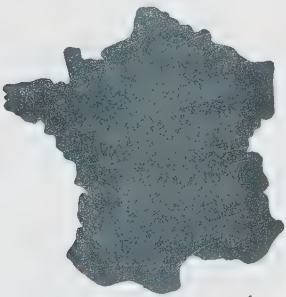
TRITON CRÉTÉ



TRITON MARBRÉ

TRITON ALPESTRE

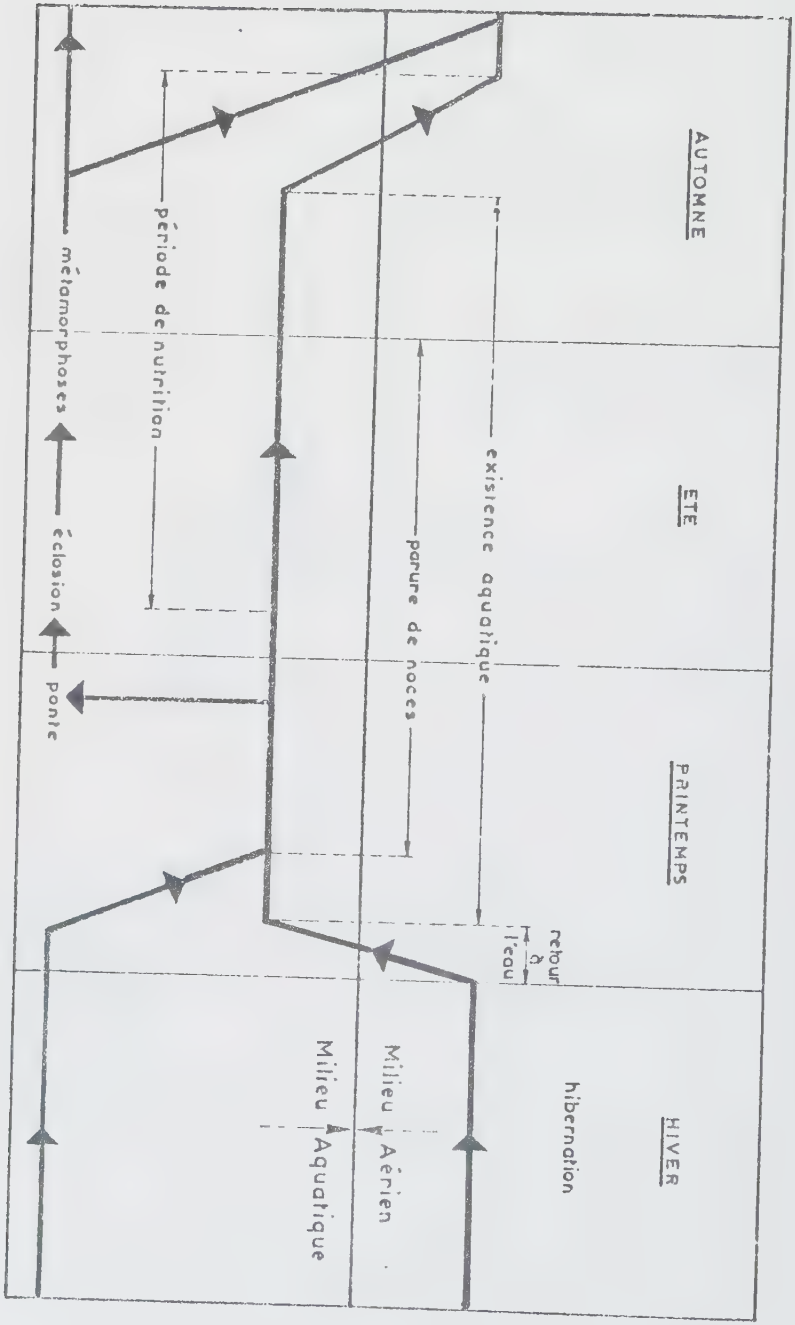
TRITON PONCTUÉ



TRITON PALMÉ

Zone de présence

Zone de présence sporadique.


AUTOMNE
ETE
PRINTEMPS
HIVER
existence aquatique
parure de noces
retour à l'eau
hibernation
période de nutrition
métamorphoses
éclosion
ponte
Milieu Aérien
Milieu Aquatique

SEXUALITE ET REPRODUCTION

Lors de la période de reproduction, au printemps et, par la suite, en été, les sexes sont très différenciés. Le mâle, en général plus petit que la femelle de quelques centimètres, s'en distingue par une livrée plus colorée, une crête dorsale et caudale et dans certains cas par une palmure des orteils.

Le développement de ces caractères sexuels secondaires est directement lié à la présence de spermatozoïdes mûrs dans les testicules. Il existe donc une hormone testiculaire dont l'activité cesse dès que le testicule ne produit plus de gamètes. Cela explique le caractère transitoire de ce phénomène et le fait que la parure de noces commence à régresser dès l'activité génétique terminée. D'autre part, des expériences et castration et de greffes ont montré que d'autres glandes endocrines et surtout l'hypophyse jouaient un rôle important dans l'apparition de ces caractères sexuels secondaires et transitoires.

Ceux-ci sont très importants pour la reconnaissance des sexes chez le triton. En effet, ils contribuent à éviter de possibles parades nuptiales entre individus de même sexe qui pourraient entraîner une perte considérable en spermatozoïdes et donc une baisse de la capacité génétique de la population.

Mais dans cette reconnaissance, des sexes, le rôle le plus important est tenu par les glandes sexuelles tégumentaires, bien développées chez le triton et localisées sur le museau, le menton, le long de l'échine et à la racine de la queue. On les nomme glandes hédoniques ou glandes de la volupté en raison du rôle important qu'elles jouent dans les préliminaires de la fécondation. En effet, la substance qu'elles secrètent au moment de la parade nuptiale est un liquide dont le parfum attire et excite au maximum les femelles. Ainsi donc, les odeurs tiennent-elles une place importante dans le comportement des deux sexes et cela explique les multiples flairements que l'on observe lors des parades.

Pour se reproduire, le triton est obligé de retourner à l'eau. C'est au début du printemps que se développe l'instinct sexuel auquel correspond l'appel du milieu liquide qui pousse le triton à se diriger vers un point d'eau. En général, il est fidèle à un endroit donné ou à une partie bien délimitée d'un cours d'eau. Quelle que soit la distance qu'il ait parcourue pour s'en éloigner au moment de l'hibernation, il y reviendra.

La fécondation est interne mais sans copulation. Elle se fait par l'intermédiaire d'un spermatophore dans lequel les spermatozoïdes sont inclus. C'est une masse gélatineuse plus ou moins ferme secrétée par les glandes cloaquales qui sont les homologues de la prostate et des glandes de Cowper. C'est un véritable moule du cloaque, il en reproduit tous les sillons, plis ou tubérosités. Les spermatozoïdes sont emprisonnés dans le pôle supérieur de ce saccule dont la base adhère au

fond de l'eau ou aux plantes aquatiques.

Le mâle, ayant déposé ce spermatophore devant la femelle, après la parade nuptiale, celle-ci le saisit entre les lèvres tuméfiées de son cloaque et le comprime à l'aide de ses membres postérieurs. Elle fait ainsi éclater le spermatophore dont le contenu se libère dans le cloaque. Certains spermatozoïdes vont, grâce à leur membrane ondulante, remonter l'oviducte pour y féconder les oeufs déjà engagés alors que la plus grande partie de ceux-ci, gagne la spermathèque.

Ce type de fécondation, sans accouplement, avec spermatophore a pour but évident d'empêcher la dissémination des éléments mâles dans le milieu ambiant donc, d'assurer le maintien de l'espèce par un pourcentage élevé de fécondations réussies.

D'autre part, il est intéressant de noter, du point de vue évolutif, que ce mode de fécondation fait la transition entre celle des anoures et celle des euproctes, appelés à tort tritons des Pyrénées. En effet, chez les anoures à de rares exceptions près, la fécondation comme chez les poissons, est externe, le mâle arrosant de sperme les oeufs pondus par la femelle. Chez les euproctes, en revanche, la fécondation est interne et permise par un amplexus, le mâle enserrant la femelle par son appendice caudal, dépose directement sur le cloaque de celle-ci un spermatophore qu'elle introduit à l'aide de ses membres postérieurs. Il n'y a pas d'organe copulateur mais au moins est-ce là une amorce de copulation.

APPAREIL URO-GENITAL

La reproduction et ses moeurs sont l'un des éléments les plus intéressants de la vie des tritons. Nous devons donc en étudier les supports anatomiques. Ils offrent d'ailleurs plusieurs particularités dignes d'être rapportées.

Les glandes génitales, ovaires ou testicules sont situés de part et d'autre de la cavité générale, contre la paroi dorsale et à proximité des reins. Les testicules sont d'ailleurs en rapport étroit avec ceux-ci.

Le rein est un mésonéphros, comme chez les poissons. C'est un organe en longueur, effilé dans sa partie antérieure. Il est constitué d'un grand nombre de nephrons. Chacun d'eux est composé d'un glomérule, d'un néphrostome s'ouvrant dans la cavité générale et d'un canal efférent. Or du tissu rénal ces canaux efférents se réunissent pour former le canal de Leydig débouchant dans le cloaque.

Notons qu'une grande partie du rein, sa moitié antérieure, présente tous les caractères d'un organe en voie d'évolution, sur le point de perdre sa fonction urinaire. Malgré son atrophie, il possède toujours des corps de Malpighi et des canaux efférents mais la principale fonction de ces derniers est désormais de véhiculer le sperme.

Les testicules, ovoïdes et allongés, occupent une position parallèle au grand axe du rein. Ils sont drainés par un système de canaux dits canaux transverses. Ceux-ci se réunissent en un canal longitudinal qui se divise ensuite en plusieurs canaux efférents débouchant dans les canaux efférents rénaux. Le canal de Leydig véhicule donc à la fois sperme et urine.

Des modifications du métabolisme comme je jeûne prolongé sont capables d'induire la transformation d'un testicule en ovaire. Au contraire, si l'on pratique une greffe de deux tritons de sexes différents l'un sur l'autre, en parabiose, on provoque la transformation des ovaires en testicules.

La même observation se renouvelle si l'on transplante un fragment d'ovaire embryonnaire sur un mâle ; l'ovaire embryonnaire évolue en testicule.

Cela est dû à l'action prépondérante d'une hormone, la mélludarine, orientant l'évolution des gonades vers le type mâle. En effet, il existerait dans la gonade embryonnaire deux systèmes antagonistes, le cortex et la médullaire, secrétant respectivement deux hormones à action locale, la cortexine et la médullarine qui induisent la différenciation sexuelle selon la prévalence de l'une sur l'autre. Ainsi, ces facteurs modifient l'action des déterminants sexuels héréditaires contenus dans l'oeuf et responsables de la féminisation ou de la masculinisation des individus.

Notons aussi chez le triton mâle, la persistance du canal de Müller, ébauche embryonnaire de l'oviducte.

Chez la femelle, les canaux longitudinaux et transverses qui, à l'origine, mettent en rapport les glandes sexuelles et le canal efférent rénal, ne sont plus fonctionnels. Il n'y a donc plus de connection entre le rein et les gonades. Les canaux transverses ne subsistent qu'à l'état de vestige.

Les oeufs tombent directement de l'ovaire muriforme dans la cavité générale et sont repris par l'orifice antérieur de l'oviducte qui s'ouvre dans la cavité générale à proximité du pôle atrophié du rein.

Comme tous les amphibiens, le triton possède un abondant corps adipeux, tissu Lymphoïde très vascularisé, très riche en cellules lymphatiques et en globules gras.

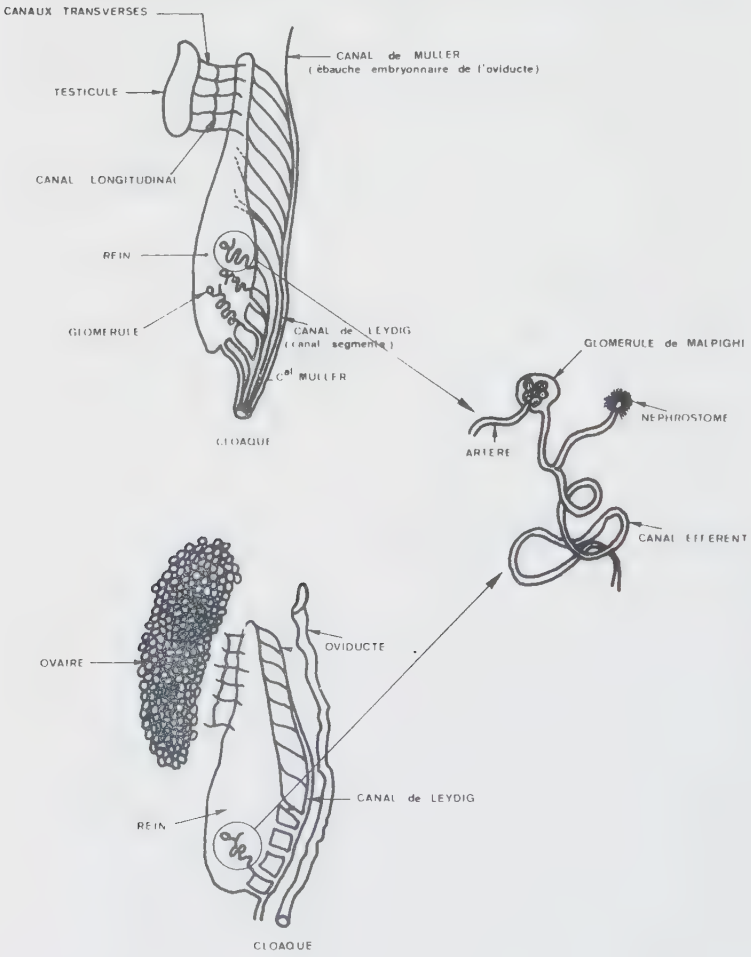
L'ancienne théorie voulait que ce soit une réserve permettant à l'animal de se nourrir pendant l'hibernation. Cette théorie est abandonnée depuis longtemps. Ce tissu, en effet, n'est pas fonctionnel pendant cette période, et, au contraire, atteint son maximum de taille au printemps, au moment du rapide réveil de l'activité des glandes sexuelles. Celles-ci élaborent à ce moment des quantités considérables de sperme ou d'oeuf sans aucun détriment ou épuisement apparent pour l'individu.

Celui-ci, d'ailleurs, se reproduit généralement bien avant d'avoir eu le temps de se nourrir. Cet organe, joue, en fait

le rôle de réserve énergétique mais uniquement pour les gonades dont il est en outre un témoin de l'activité.

Signalons aussi chez la femelle, la présence d'une poche spéciale dans le cloaque, près de l'orifice de l'oviducte, appelée spermathèque. Les spermatozoïdes conservés dans cette poche après récupération et éclatement du spermatophore, gardent leur pouvoir fécondant plus longtemps et permettent ainsi une ponte échelonnée.

- DISPOSITION SCHEMATIQUE des ORGANES GENITO URINAIRES -



LA PARADE NUPTIALE

Les moeurs amoureuses du triton se caractérisent essentiellement par l'existence d'une parade nuptiale. Celle-ci varie selon les espèces mais reste remarquablement fixe à l'intérieur de l'une d'elles. Le mâle observe toujours les mêmes poses rituelles, procède aux mêmes gestes et flairements auxquels la femelle séduite répond par une attitude bien définie.

Nous n'allons pas étudier les parades nuptiales de chaque espèce ; nous nous contenterons d'en décrire trois. Celle du triton alpestre, la plus fréquemment décrite dans la littérature (en particulier par Gasco qui a le premier signalé son existence), celles du triton crêté et du triton palmé que nous avons personnellement observées.

Le mâle alpestre en quête d'une femelle se distingue tout d'abord par son mode de locomotion ; il progresse par brusques élans entrecoupés d'arrêts pendant lesquels il observe une immobilité parfaite ou de quelques petits pas très rapides. Avançant de cette façon, il va de femelle en femelle jusqu'à ce qu'il en trouve une sensible à cette invite et disposée à entrer dans le jeu de la parade. Il s'en approche alors jusqu'à lui toucher le museau et reste ainsi quelques instants, figé dans une immobilité aussi

rigoureuse que celle de sa compagne...
C'est la première phase de la parade pendant laquelle les deux sexes prennent connaissance l'un de l'autre par l'odorat.

Alors, seul le mâle entre en mouvement. Il se bat les flancs, alternativement, au moyen de sa queue.
Celle-ci est de temps en temps parcourue par un frisson très nettement perçu à son extrémité. Il semble que ces mouvements de la queue aient un rôle excitant pour le mâle.

S'excitant ainsi, le mâle heurte la tête de sa compagne assez violemment pour la repousser de quelques centimètres. Pendant ce temps, la femelle doit rester immobile et, si elle fait le moindre mouvement, le mâle, plus rapide qu'elle, lui barre le chemin et reprend le déroulement de la parade. Il peut ainsi juguler plusieurs tentatives de fuite successives mais il nous semble que celles-ci font justement partie du jeu destiné à exciter le mâle encore plus violemment.

Le mâle fait alors faire à son corps un angle obtus ou aigu avec celui de la femelle, sans jamais cesser de se battre les flancs avec sa queue. Il présente ensuite, d'un brusque demi-tour, son cloaque béant à la femelle, la queue repliée sur un des côtés du corps.

Par une série de contractions abdominales, il éjacule alors un spermatophore à quelques centimètres du museau de la femelle. Il avance ensuite de quelques pas suivi par la femelle qui entre ainsi dans la phase active de la parade en flairant le cloaque du mâle jusqu'à ce que le sien arrive à

la perpendiculaire du spermatophore posé sur le fond de l'eau. Le spermatophore adhère aussitôt aux lèvres cloaquales femelles tandis que celle-ci ne cesse de flairer et chatouiller le cloaque mâle. Celui-ci dépose alors un autre spermatophore que la femelle va récolter suivant le même procédé, entre les lèvres largement ouvertes de son cloaque.

Ce n'est qu'une fois tous les spermatophores recueillis que la femelle contractera ses lèvres, les refermera pour emprisonner les spermatozoïdes, rejetant quelques minutes après la partie inférieure du spermatophore vide de spermatozoïdes.

Prenons maintenant l'exemple du triton palmé. Le mâle s'approche lentement de la femelle, vient toucher son museau et la flaire longuement. Tout cela se passe très calmement. Puis, brutalement, il replie sa queue agitée de tremblements continus sur l'un des côtés du corps : c'est la trémulation caudale. La femelle, intéressée, observe une immobilité absolue, le corps bien droit, les quatre membres écartés, elle est en arrêt cataleptique. Le mâle évolue alors autour d'elle, la flaire, s'intéresse plus particulièrement au cloaque puis revient devant sa compagne pour déposer un spermatophore. Le mâle éloigné, la femelle sort de son immobilité et vient saisir le spermatophore entre les lèvres de son cloaque où elle le fait pénétrer à l'aide de ses pattes.

Si elle tente de s'échapper pendant la parade, le mâle la rattrape vivement et recommence son manège.

Chez le triton crêté, les choses se passent ainsi :

Le mâle ayant aperçu une femelle s'en approche rapidement, évolue autour d'elle, la flaire sur tout le corps, sautille devant elle pour finalement venir se placer devant. Il courbe alors le dos, les membres antérieurs bien appuyés sur le sol ou les herbes aquatiques et fait effectuer à sa queue et à son train postérieur des mouvements d'éventails. La femelle réagit alors en raidissant les quatre membres, seul signe de son attention au manège du mâle, hormis son immobilité. Même attitude du mâle en ce qui concerne la fuite de la femelle que dans les espèces précédentes, il la poursuit, essaye de forcer son attention et n'abandonne que devant les refus incessants et obstinés de la femelle.

Le mâle ensuite se replace devant sa compagne et marche devant elle en ondulant; il expulse, au cours de ces mouvements de reptation, un ou plusieurs spermatophores, que la femelle recueille successivement en suivant le mâle.

Il est remarquable d'observer une telle délicatesse de moeurs chez des êtres aussi primitifs surtout si l'on compare ce comportement à celui des anoures pour lesquels brutalité et bestialité pure sont de règle. Il est dommage , en outre, que le texte ne nous permette pas d'évoquer comme il conviendrait tout le charme de ces parades, véritables ballets nautiques ou s'allient grâce des mouvements et richesse des coloris.

Comme nous venons de le voir, il ne saurait y avoir, chez le triton, de fécondation sans parade nuptiale. Celle-ci joue donc un rôle très important dans le maintien de

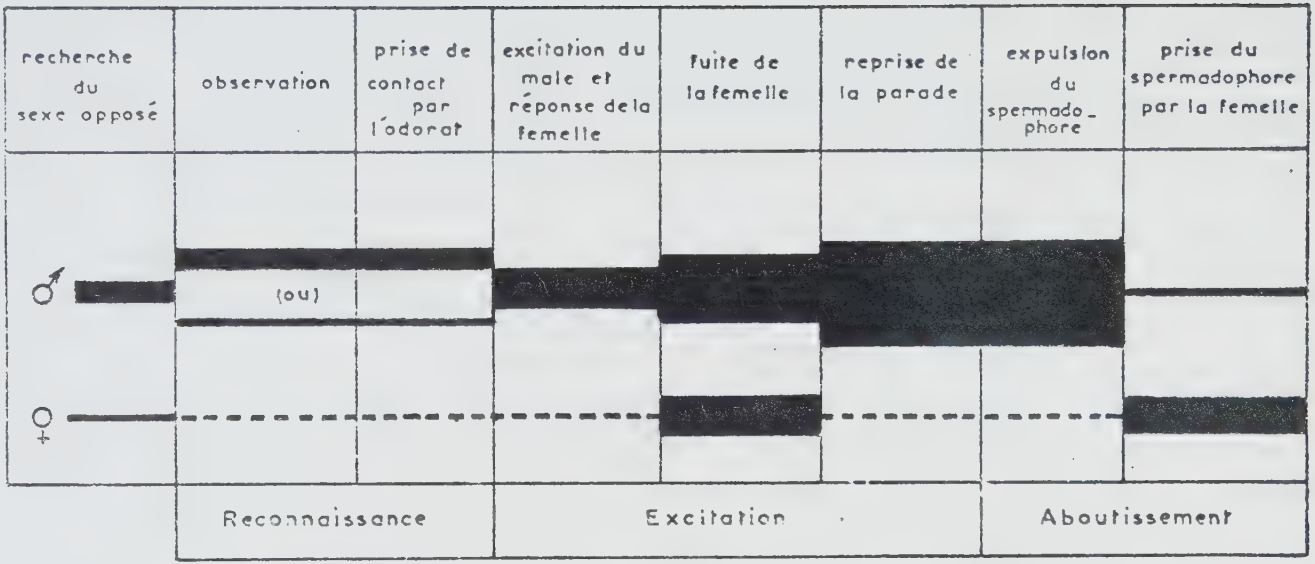
l'espèce, ne serait-ce qu'en facilitant la recherche et la reconnaissance des sexes et en évitant par là même une perte de spermatozoïdes dans le milieu ambiant. C'est un complément indispensable à la reproduction par spermatophore, prémice d'une copulation, pour laquelle la femelle doit être séduite pour accepter la semence du mâle.

Il est possible de distinguer dans ces parades, trois phases principales qui se subdivisent elles-mêmes en deux ou trois périodes. Ce sont, par ordre chronologique :

- La phase de reconnaissance :
  - . la période d'observation
  - . la prise de contact par l'odorat
- La phase d'excitation :
  - . excitation du mâle et réponse de la femelle
  - . fuite de la femelle poursuivie par le mâle
  - . reprise de la parade
- L'aboutissement :
  - . expulsion du spermatophore
  - . prise du spermatophore par la femelle

Le degré d'excitation desdeux participants à cette parade varie selon les phases et ne s'exprime pas de la même façon dans les deux sexes. En effet, le mâle adopte une attitude de conquérant, fait étalage de sa volonté de domination et de ses riches couleurs tandis que la femelle fait preuve de soumission lorsqu'elle a décidé d'entrer dans

la parade (si l'on excepte ses tentatives de fuite destinées à l'excitation du mâle). L'un s'exprime donc par le mouvement, l'autre par l'immobilité.



Explication: Nous avons essayé avec ce tableau de schématiser les différentes phases de la parade et le degré d'excitation des deux partenaires :

- l'épaisseur de la bande traduit le degré d'excitation s'exprimant par un mouvement
- les pointillés traduisent l'excitation s'exprimant par l'immobilité
- le trait noir continu signale l'absence d'excitation.

LA PONTE

Grâce à son mode de fécondation particulier, la période de ponte du triton est indépendante des parades et de la fécondation. Elle s'échelonne sur plusieurs semaines puisque le stockage des spermatozoïdes dans la spermathèque permet une fécondation retardée.

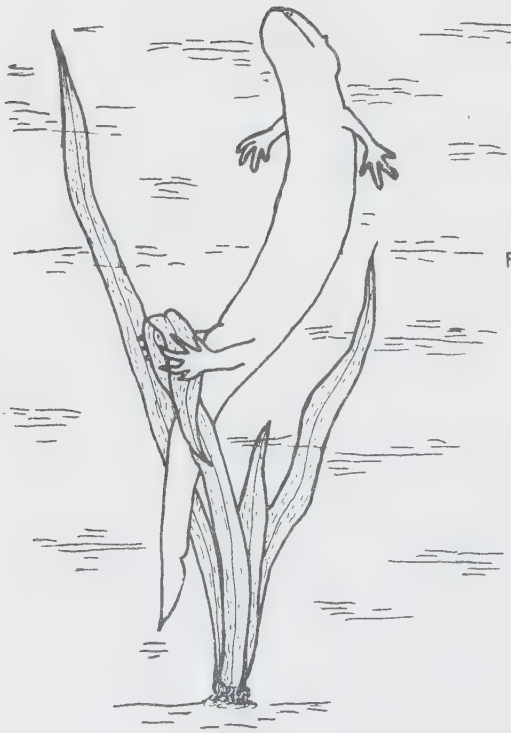
La femelle pond les oeufs un par un, par groupes de trois au maximum sur les pierres ou sur les plantes aquatiques. Dans ce dernier cas, elle a soin, avant de pondre, de replier une feuille à l'aide de ses membres postérieurs. Elle la maintient de cette façon et dépose l'oeuf dans l'abri ainsi formé. Cet abri garde sa forme grâce à la membrane adhésive de l'oeuf qui permet sa fixation. Sur les pierres, c'est cette même membrane qui fait que l'oeuf reste en place. Une à plusieurs centaines d'oeufs peuvent être ainsi pondus en une saison par la femelle.

Les oeufs du triton sont petits, de deux à trois millimètres de diamètre. Ils sont pigmentés et ne renferment qu'une très petite quantité de vitellus. Ceci explique le besoin immédiat qu'a la larve de se nourrir dès son éclosion. De forme ovale, les oeufs sont protégés par plusieurs membranes dont la supérieure, la membrane adhésive, s'enfle au contact de l'eau. Elle est très résistante et, en dehors de son rôle de fixation de l'oeuf, possède une réelle fonction protectrice. Toutes

ces enveloppes sont secrétées par l'oviducte au cours de la descente de l'oeuf.

Il existe des variations du moment de la ponte suivant les espèces. Par exemple, le triton alpestre et le triton à crête pondent en avril, le triton marbré de février à mai et le triton palmé en mai-juin.

Les oeufs, une fois pondus, sont immédiatement abandonnés par la femelle. Toutefois, il convient de remarquer le système original de protection de l'oeuf, dans les plantes aquatiques, qui le met autant que possible à l'abri des prédateurs.



Femelle en
position de ponte

DEVELOPPEMENT ET METAMORPHOSES

Bien que variant de quelques jours suivant les conditions de température, l'incubation de l'oeuf de triton a une durée moyenne de treize jours. Nous n'insisterons pas sur les diverses phases de segmentation de l'oeuf, communes à tous les batraciens et passerons directement à l'étude de la larve différenciée.

Celle-ci, au terme de son incubation déchire les enveloppes protectrices de l'oeuf grâce à de violents mouvements et se retrouve en eau libre, capable de vivre et de s'alimenter par elle-même. La recherche de nourriture, comme nous l'avons vu, constituant d'ailleurs sa principale occupation après 15 jours de jeûne environ.

Sa taille est alors d'environ 11 mm et son allure générale diffère peu de celle de l'adulte en ce sens qu'au contraire des têtards d'anoures, la région antérieure n'est pas plus développée. Elle ne possède pas encore de membres. Ce sont les antérieurs qui apparaîtront les premiers, dix à quinze jours après l'éclosion. Elle possède de chaque côté du cou, trois houppes branchiales externes supportées par des arceaux cartilagineux. Avant la naissance, apparaît sous la forme d'un petit bouton en arrière de la bouche, un

organe propre à la larve que l'on nomme le balancier. Il s'allonge plus tard et son extrémité apparaît plus ou moins renflée, en massue. Il reçoit un vaisseau de l'artère hyomandibulaire et se résorbe dès le développement des membres. On suppose que cet organe sert à l'équilibration de la larve avant l'apparition des membres.

Les yeux ne possèdent pas encore de paupières mobiles. La pigmentation est souvent très différente de celle qu'aura l'adulte, la tonalité générale varie du beige au marron ou au gris. Sa coloration adulte n'apparaît que progressivement à la fin de la période branchifère et est toujours celle de la femelle. La pigmentation caractéristique du mâle ne se différencie que plus tard. La larve possède une ébauche de crête dorsale et caudale sous la forme d'un fin repli cutané bordant la queue et se prolongeant sur le dos.

Son organisation générale et son anatomie interne diffèrent très peu de celles de l'adulte à ceci près que le squelette n'est pas totalement ossifié et que les os du palais sont de forme et d'articulation différents. De même la dentition n'est pas la même. En effet, les vomers sont entièrement couverts de petites dents ainsi que la face antérieure des pterygoïdes. Les prémaxillaires avec leurs dents caractéristiques, n'apparaissent que lorsque les pterygoïdes se séparent des vomers et que les dents de ceux-ci se réduisent et se cantonnent à la partie postérieure de ces os.

Les métamorphoses commencent 50 à 120 jours après l'éclosion. Celles-ci sont progressives et peu spectaculaires. Les membres antérieurs, comme nous l'avons vu

apparaissent très tôt, rapidement suivis par l'émergence des postérieurs. En revanche, les branchies persistent plus longtemps, plus de trois mois en général.

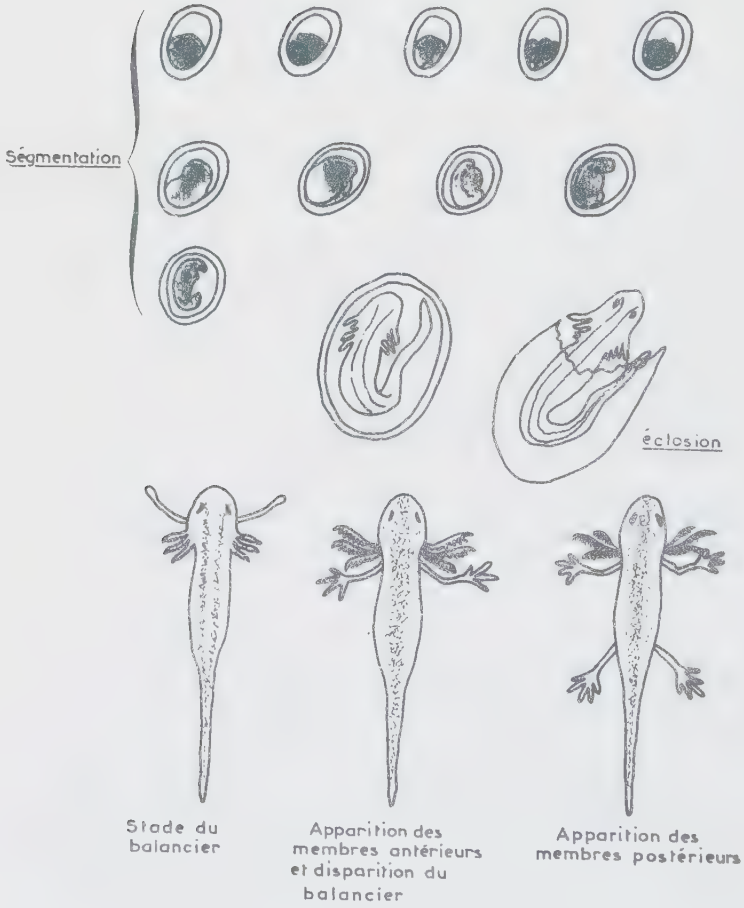
Peu à peu, l'épiderme s'épaissit et change de coloration, la queue perd en partie sa nageoire dorsale et l'appareil circulatoire se modifie en même temps que les poumons se développent. Les arcs aortiques 1, 2 et 3 qui irriguaient les branchies s'anastomosent. Les arcs 4 et 5 persistent en donnant une double crosse aortique.

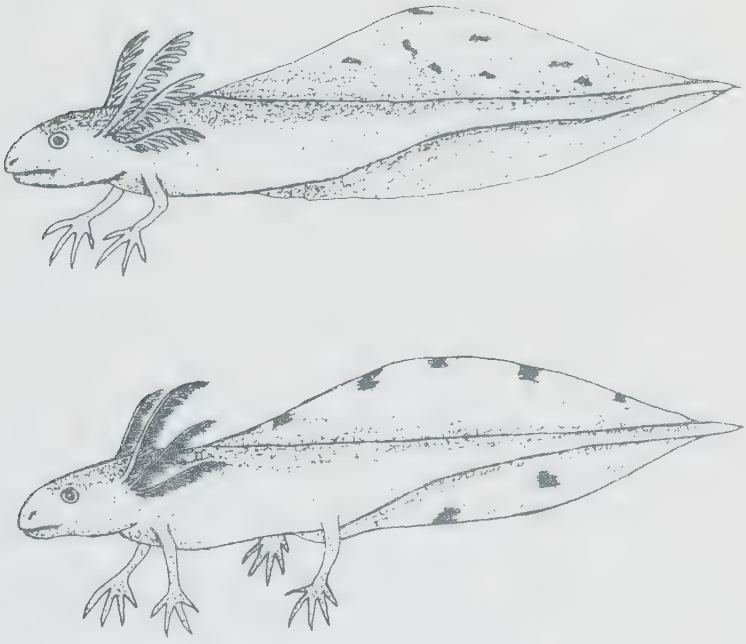
Comme on le voit, les métamorphoses sont moins complètes que chez les anoures, la persistance de la queue étant un des caractères les plus évidents de distinction. Ceci explique le fait qu'il n'y ait pas, dans ce genre, de larve plus grosse que l'adulte comme c'est quelque fois le cas chez les batraciens puisqu'en aucune façon, l'évolution ne peut se faire dans le sens d'une perte d'organe volumineux.

Les formes larvaires se réduisent à trois phases :

- larve informe
- larve phanérobranche à branchies externes ramifiées, en houppe, de chaque côté du cou
- larve en métamorphoses chez laquelle apparaissent les pattes et disparaissent les branchies tandis que l'oeil acquiert une paupière mobile.

-EVOLUTION de l'OEUF de TRITON-





LA NEOTENIE

La néoténie est un phénomène bien connu observé pour la première fois chez l'axolotl, la larve Amblystoma tigrinum. Ce type particulier de reproduction permettant à un individu ayant conservé les caractères typiques de l'état larvaire de se reproduire, existe aussi chez le triton.

Il convient toutefois de distinguer la néoténie partielle consistant en un simple retard de la métamorphose et la néoténie complète lorsque l'animal se reproduit effectivement à l'état larvaire. La première forme n'est pas rare chez les tritons et son apparition est dictée par les conditions de milieu. En effet, des larves prisonnières d'un point d'eau ou surprises par l'arrivée trop précoce de la mauvaise saison alors que leurs métamorphoses sont inachevées, reportent leur complet développement à l'année suivante. Elles continuent alors de grandir, restent en activité et atteignent souvent la taille adulte avant de perdre leurs branchies.

La néoténie complète est plus rare, en revanche, mais elle existe dans certaines populations et notamment chez le triton alpestre. Ce fait a d'ailleurs été signalé avant la découverte de la transformation de l'axolotl par Filippo de Fillipi, en 1861. Il

avait trouvé en Lombardie des tritons alpestres ayant acquis la maturité sexuelle sans avoir perdu leurs branchies. Il a par la suite constaté que cette exception était de règle chez les tritons alpestres vivant dans un petit lac alpin du Val Formazzo de la province d'Ossola.

Cet état est, en tout cas, une adaptation à l'environnement et aux conditions d'existence plus aisées en milieu aquatique ou plus simplement dû à l'impossibilité pour l'animal de quitter l'eau pour mener une vie terrestre.

ALIMENTATION

COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Deux semaines environ après l'éclosion, la larve de triton dont les réserves énergétiques sont très faibles, a un besoin intense de nourriture. Au contraire du têtard des anoures qui est herbivore lors de son existence aquatique, la larve de triton est carnivore et n'ingère que des proies vivantes. Son menu se compose donc essentiellement de crustacés planctoniques, cyclops, daphnies, d'infusoires, de larves d'insectes, ou de petits insectes. Elle est extrêmement vorace. Nous étudierons son comportement alimentaire avec celui de l'adulte car ils sont semblables.

L'adulte, toujours carnivore, a une nourriture à base d'insectes ou de leurs larves, de jeunes poissons, de têtards et de vers de terre lors de son existence aérienne.

Comme on le voit, le milieu dans lequel vit le triton est riche du point de vue nutritif. La recherche de nourriture n'est donc pas une de ses préoccupations essentielles et ne constitue que très rarement un facteur de sélection.

De toutes façons, le triton est capable de supporter de longs jeûnes dans des conditions naturelles ou expérimentales.

En hiver, par exemple, lorsque le froid ralentit toute vie et provoque une baisse de son métabolisme, l'appétit ne se fait pas sentir. De même, pendant la saison des amours, ne se préoccupe-t-il pas de se nourrir. Expérimentalement, nous verrons plus loin que si le triton supporte bien le jeûne, celui-ci peut influer sur l'activité de ses gonades et même induire la transformation d'un ovaire en testicule.

Il peut d'autre part, se montrer incroyablement vorace lorsque la période des amours est passée et faute de nourriture s'attaquer volontairement à ses congénères. Ce phénomène de sélection du plus vorace et du plus combatif a été souvent observé en aquarium. Il possède donc une grande faculté d'adaptation aux conditions thermiques et nutritionnelles dont seule son activité est le témoin.

Si le menu du triton n'offre que peu d'intérêt quoique cet urodèle contribue à éliminer de nombreux insectes et, en ce sens, puisse être considéré comme un animal utile, son comportement alimentaire, en revanche, offre certaines particularités qu'il est intéressant d'étudier.

En effet, il convient de déterminer ce qui pousse le triton à attaquer une proie pour s'en nourrir. Trois facteurs entrent en jeu dans ce mécanisme. Ce sont :

. la faim
. l'odorat
. la vue

Nous allons essayer de définir leur importance relative par le moyen de quelques observations tirées d'expériences qu'il nous a été donné de réaliser en aquarium. Nous avons dû nous contenter de ces expériences, toutes répétées plusieurs fois, car l'observation du triton dans son milieu naturel, outre le temps qu'elle nécessite, pose des problèmes difficiles à résoudre. Ce sont notamment la faible taille des sujets à observer et la turbidité de leur élément liquide.

Nous allons donc décrire cette série d'expériences pour en tirer à chaque fois les conclusions qu'elles imposent.

I - Cette première expérience a été réalisée avec des tritons palmés. Un mâle en parure de noces a été isolé et placé seul dans un aquarium pendant une quinzaine de jours, sans aucune nourriture. Placé, au terme de cet isolement dans un aquarium ne contenant que quatre femelles et un bon nombre de larves de chironomes dont les tritons sont habituellement friands, il ne cherche pas à se nourrir. Au contraire, il courtise les femelles, se livrant avec chacune à une parade nuptiale. Ce n'est qu'ensuite, son activité génétique terminée, qu'il se préoccupera de la nourriture.

Cette observation confirme le fait que le triton, au sortir de l'hiver passe d'abord par une période amoureuse puis par une période d'alimentation.

La faim en soi, ne joue donc un rôle que lors de cette seconde période pendant laquelle, le triton, mis en présence d'une surabondance de nourriture, peut manger en fait plus qu'il ne lui est nécessaire. C'est un instable, ascète ou glouton selon la période, sans aucune régulation.

II - La série d'expériences qui va suivre a été réalisée avec des tritons crêtés au moment de leur phase d'alimentation. Les résultats ont été comparables qu'il s'agisse de mâles ou de femelles ou d'un ensemble des deux.

1 - Deux tritons sont placés ensemble dans un aquarium isolé. On remarque que leur comportement est tout à fait normal, c'est-à-dire qu'ils ne manifestent l'un envers l'autre aucune belligérance. Un morceau de viande hachée est introduit dans l'aquarium à bonne distance, de telle façon qu'aucun des deux tritons ne puisse l'apercevoir. Quelques minutes plus tard, l'un des tritons passant près de l'autre, l'attaque.

Conclusion : L'odeur de la viande hachée, déclenchant l'appétit des deux tritons, les pousse à attaquer ce qui bouge et non pas le morceau de viande inerte.

Il nous faut cependant confirmer cette conclusion par une autre expérience. Cette dernière révèle d'ailleurs de plus de valeur.

2 - Un seul triton est placé dans un aquarium. Cet aquarium comporte sur une de ses faces latérales, un miroir dans lequel l'image de l'animal se réfléchit. De même que précédemment, un morceau de viande hachée est introduit dans l'eau de l'aquarium. Une à deux minutes plus tard, le triton attaque son reflet.

Conclusion : La perception d'une odeur déclenche l'attaque de ce qui est en mouvement.

Nous allons maintenant voir quelle est l'attitude du triton si l'on introduit non plus une proie inerte mais un organisme vivant.

a) Le triton n'attaquera une larve de chirinome que si elle entre dans son champ visuel. Au contraire, il se comportera de la même façon que précédemment, c'est-à-dire qu'il attaquera son reflet s'il ne peut percevoir le ver rouge autrement que par l'odorat.

b) Le triton aura les mêmes réactions envers un asticot s'il est placé dans un aquarium à parois et fond blancs. Il ne peut, en effet, distinguer un asticot sur un fond de la même couleur.

c) Un triton poursuit sur le fond de l'aquarium, une larve de chironome dans le but évident de s'en emparer. Si la larve s'immobilise, il s'en dé-

sintéresse et attaque le plus proche de ses congénères en mouvement ou une autre larve venant à passer dans son champs visuel.

Il y a eu, dans ce dernier cas, substitution du stimulus visuel. Ce stimulus est le mouvement. Confirmation de ceci est donnée par le fait que l'oeil des batraciens est beaucoup plus sensible aux sensations de mouvements qu'aux impressions de forme qu'il ne différencie que peu.

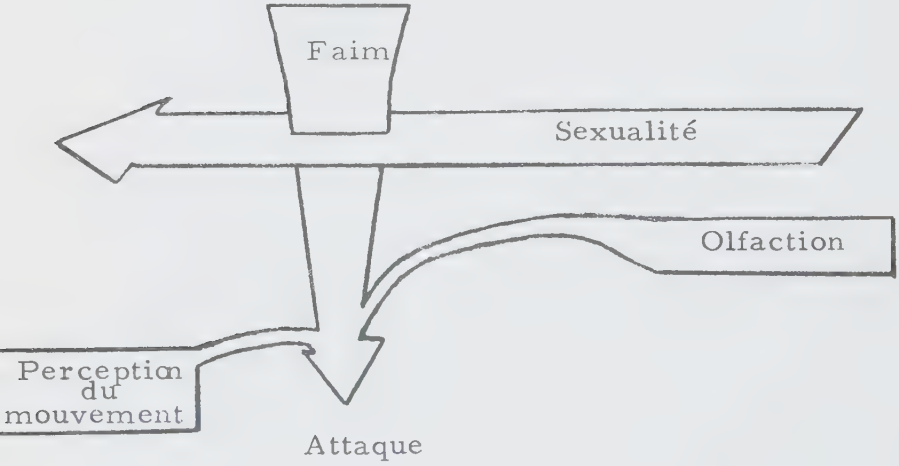
Ajoutons enfin qu'il ne s'agit pas non plus d'un réflexe de défense ou d'appropriation d'une proie car le triton passe facilement de l'une à l'autre en fonction de leur mobilité différente.

En conclusion de cela, nous pouvons dire que la faim ne joue qu'un rôle épisodique et que dans la prise de nourriture, intervient en premier lieu un stimulus olfactif qui déclenche l'attaque de ce qui se trouve en mouvement, sans considération de forme ou de taille.

Comme il est habituel chez beaucoup de batraciens, le triton ne chasse pas à l'affût mais, en quête de nourriture, se déplace jusqu'à ce que son odorat l'avertisse de la présence proche d'une proie. Il explore alors l'espace autour de lui jusqu'à ce qu'il perçoive une sensation de mouvement et se dirige directement vers elle. Arrivé près de l'objet mobile, il le flaire de nouveau comme pour s'assurer qu'il s'agit bien de quelque chose de vivant. Puis, il se soulève légère-

ment, prennant appui sur ses membres postérieurs, les antérieurs écartés pour confirmer sa stabilité, penche la tête en avant, observe une courte phase d'immobilité et attaque d'une brusque détente de tout le corps au moindre mouvement de la proie. Celle-ci est saisie entre les machoires grâce aux nombreuses dents palatines et maxillaires qui n'ont qu'un rôle de préhension et est rapidement déglutie sans aucune mastication.

Nous pouvons traduire le comportement alimentaire du triton par le schéma ci-après. La faim est inhibée par la sexualité. Passé cette barrière, interviennent dans l'ordre deux stimuli, l'un olfactif, le second visuel.



Nous avons dit précédemment que le triton pouvait être considéré comme un animal utile en raison de la quantité d'insectes aux différents stades évolutifs qui compose son ordinaire. C'est également vrai de la larve qui contribue à assainir les points d'eau en ingérant un grand nombre de crustacés planctoniques et de larves d'insectes. C'est un rôle modeste, il est vrai, mais qu'il convient de ne pas négliger quand on sait l'appétit que peut avoir l'animal. Comme les grenouilles et les crapauds qui sont maintenant protégés dans de nombreux pays, il tient sa place dans les grands cycles naturels.

Animal sans défense si ce n'est par une fuite rapide en profondeur ou dans les herbes aquatiques, le triton est une proie facile pour les poissons en particulier mais aussi pour tous les oiseaux aquatiques et les échassiers. Cigognes, hérons et canards en sont friands. Cependant, comme nous l'avons vu, la présence de glandes peaucières vénimeuses lui évite souvent d'être définitivement avalé lorsqu'il a été saisi par un de ses prédateurs. Sa souplesse et sa résistance lui permettent de survivre à un début d'ingestion.

L'animal le plus destructeur, dans les mares, est surement la larve de dytique qui s'attaque le plus souvent aux larves mais peut aussi s'en prendre aux adultes de petite taille. Ceux-ci ne peuvent lutter contre elle quand elle les entraîne en profondeur pour s'en repaître. Rapide et robuste, elle a acquit fort justement une réputation de grande mangeuse de têtards.

Des nématodes et trématodes l'infestent régulièrement, mais nous n'avons pas trouvé dans la littérature, de précision quant à leur groupe. Les autres parasites cités sont les tryponosomes et les opalines.

Exposé donc comme le sont tous les batraciens et plus généralement les animaux aquatiques à de nombreux prédateurs, sans véritable défense, le triton assure le maintien de l'espèce par une prolificité importante.

LE TRITON EN LABORATOIRE

Les cinq espèces de Tritons européens que nous venons de décrire, ne sont pas les seules à être utilisées en laboratoire. D'autres espèces s'y prêtent aussi bien sinon mieux soit par la fiabilité de leurs réponses aux sollicitations expérimentales soit par leur meilleure faculté d'adaptation aux conditions de vie en laboratoire. Ce sont les Tritons américains (Triturus viridescens et Triturus torosus), le Triton japonais (T. pyrrhogaster) et le Triton espagnol (Pleurodeles waltli). Ce dernier, en fait, n'est pas un Triton mais appartient à un genre très voisin.

Notre but, n'est pas ici, de détailler l'utilisation de chaque espèce en laboratoire, et les résultats qu'elle a pu fournir. Nous donnerons, après une description succincte des espèces étrangères de Triton, une vue d'ensemble sur les problèmes que pose l'utilisation de ces urodèles comme animaux d'expérience.

Dans une seconde partie, nous donnerons un éventail assez large d'expériences faites dans différents domaines (embryologie, physiologie, étude la régénération...) pour lesquelles le Triton a servi de support expérimental. Cette liste, bien sûr, ne se veut pas exhaustive mais permet de se faire une idée assez exacte de l'importance de cet animal en expérimentation.

Toutes les références seront d'ailleurs données pour que le lecteur intéressé par les résultats de telle ou telle expérience puisse se reporter à la publication d'où elle a été extraite.

ESPECES ETRANGERES UTILISEES EN LABORATOIRE :

I - Les Tritons américains :

Triturus viridescens : Eastern newt
Triturus torosa : California newt

T. viridescens devient strictement terrestre après la métamorphose mais redevient aquatique de 2 à 4 saisons après, lors de la période des amours. Il s'adapte très bien en laboratoire et c'est lui qu'on utilise le plus souvent pour le déclenchement artificiel de la ponte.

T. torosus est strictement aquatique en aquarium mais ne pond que très rarement en captivité. Il est de ce fait moins employé.

Les données sur leur répartition géographique et leur saison de reproduction ont été données par BISHOP (1943). Celles concernant leur mode d'élevage par FRANKHAUSER (1963).

II - Le triton japonais :

Triturus pyrrhogaster.

Très courant au Japon dans les eaux stagnantes mais claires ou dans les eaux faiblement courantes, il a été décrit par SWANDA (1963). Les adultes sont brun foncé

ou noir et rouge orangé, piquetés de taches noires. Leur longueur varie entre 12 et 17 cm et le diamètre des oeufs est de 2 mm.

Aquatique la plupart du temps sauf pour une brève période d'hibernation, il peut le rester strictement dans les conditions du laboratoire. Une de ses principales caractéristiques est la forte protrusion de ses parotides.

III - Le triton espagnol (Pleurodeles waltlii).

Ce genre diffère surtout du genre Triturus par le fait que ses représentants utilisent l'amplexus au lieu de la parade nuptiale avant l'expulsion du spermatophore.

On le rencontre dans la moitié sud de la péninsule ibérique et jusqu'au Maroc. Les adultes sont gris-jaune tachetés de noir. C'est une espèce facilement adaptable en laboratoire, très résistante aux affections, atteignant 20 à 25 cm et pouvant vivre jusqu'à 20 années.

Les membres antérieurs des mâles sont plus longs que ceux des femelles et possèdent une collosité à chaque pouce (cf : amplexus).

Il est très utile en embryologie expérimentale car ses oeufs, pondus en très grand nombre (200 à 800 en 2 à 3 jours) sont facilement décapsulables. Leur diamètre est de 1,7 mm.

GENERALITES SUR L'UTILISATION EN LABORATOIRE

Les oeufs des différentes espèces de Tritons sont largement utilisés en embryologie expérimentale. A ce propos, il existe une importante difficulté en ce qui concerne les souches de Tritons européens ou américains servant de lignée en laboratoire. Cette difficulté provient du fait que les oeufs pondus par des individus ayant longtemps séjourné en laboratoire, sont de piètre qualité. Pour pallier cet écueil, ces espèces sont généralement recueillies au moment de la période d'activité sexuelle pendant laquelle les Tritons sont en grand nombre dans les mares ou les étangs. La ponte a alors lieu en laboratoire et les oeufs ainsi obtenus sont d'excellente qualité.

Signalons que dans toutes les espèces, les membres, la queue et les branchies possèdent une grande capacité de régénération. Le Triton est donc, de ce fait le sujet idéal pour les expériences de régénération des tissus.

ACCOMMODATION EN LABORATOIRE

Période aquatique

Les mâles et les femelles sont gardés ensemble pendant l'année. 30 animaux en moyenne peuvent prendre place dans un grand bac de 50 cm sur 100 cm contenant une eau stagnante ou légèrement courante d'une profondeur de 20 à 30 cm. Les couples sont placés dans un aquarium individuel con-

tenant au moins 6 litres d'eau.

Le fond de ces bacs peut être recouvert d'une couche de 3 cm de sable de rivière très soigneusement lavé. Des plantes convenant pour la ponte sont fixées dans cette couche de sable. Quelques pots de fleurs assez bas et remplis de sable peuvent rendre le même service. Les plantes convenant le mieux pour la ponte sont les espèces suivantes : Vallisneria, Elodea et Myosotis aquatica. Pour une brève période, des plantes aériennes telles que Taraxacum officinale ou différentes variétés d'herbes peuvent être utilisées.

Les feuilles de ces plantes ne doivent pas être en contact avec les parois latérales de l'aquarium de façon à ce que les tritons ne les utilisent pas comme point d'appui pour s'enfuir. De même, il est conseillé de fixer horizontalement, sur le bord supérieur de l'aquarium, une bande métallique de 5 cm de large dépassant vers l'intérieur de celui-ci. La fuite des animaux sera ainsi prévenue mais on aura soin de ne pas, pour autant, empêcher le libre accès de l'air frais et de la lumière. Il est d'autre part conseillé d'aérer l'eau.

Les bacs sont de préférence placés dans un endroit lumineux. Cependant, les plus petits peuvent être protégés de la lumière filtrant à travers leurs parois latérales et qui risque d'incommoder les animaux (surtout les espèces européennes). La température doit être comprise entre 14 et 18° pour les espèces européennes et entre 16 et 20° pour les autres.

Il est possible de conserver continuellement en laboratoire des individus adultes des espèces européennes. Cela à condition qu'ils se soient adaptés à un mode de vie plus aquatique. On aura soin, pour ce faire, de les placer dans un bac contenant un grand nombre de plantes atteignant la surface de l'eau. Cette eau doit rester froide... Sous ces conditions, ils peuvent pondre au printemps suivant mais les oeufs ainsi obtenus seront de piètre qualité en vue de l'expérimentation.

Période d'hibernation

Pour obtenir des oeufs fertilisés, il est bon de prévoir, pour le Triton japonais, une période d'hibernation de 6 à 8 semaines. Pour ce, il suffit de garder les animaux à une température d'environ + 3°c et sans nourriture. Le compartiment à légumes d'un réfrigérateur est, par exemple, un excellent endroit. Seuls quelques morceaux de mousse ou d'éponge polyester humides y seront placés. Le compartiment doit être inspecté chaque semaine en prenant bien soin de déranger les animaux le moins possible. Les éponges ou la mousse sont alors rehumidifiées et les animaux morts ôtés.

Seuls les animaux en bonne santé et bien nourris peuvent supporter l'hibernation. Ils doivent être privés de nourriture deux jours auparavant afin de prévoir les désordres intestinaux provenant d'aliments non digérés.

Transport

Pendant la période d'activité sexuelle, il est préférable de transporter les animaux, soit dans une boîte en métal soit dans un sac en plastique rempli d'eau. Pendant les autres périodes, de la mousse ou une éponge humide sont suffisantes pour garder un degré hygrométrique convenable. Les animaux sont alors transportés dans une boîte en plastique ou en bois recouverte d'un treillis métallique. Celui-ci doit être placé de telle façon que les animaux ne risquent pas de se blesser en s'y frottant. L'usage d'une boîte en bois, quelquefois recommandé est quand même dangereuse car les Tritons peuvent facilement se blesser avec de petites esquilles.

Nourriture

Les Tritons doivent être nourris deux à trois fois par semaine avec de la viande hachée. Il faut noter que si les animaux en groupe mangent spontanément, les individus isolés font quelquefois montre d'un moindre appétit et doivent être nourris à l'aide d'une petite pince. On peut aussi leur donner des vers de terre ; les petits seront donnés entiers mais les plus gros fractionnés. Quelques variétés de vers de terre sont mal acceptées par les Tritons, ce dont on s'aperçoit à l'expérience et il faut s'abstenir de leur en donner.

A la fin de chaque jour où les Tritons ont été nourris, il faut nettoyer le bac en enlevant les déchets de nourriture, les feuilles mortes et les débris de toutes natures.

Mieux les Tritons sont nourris, plus longue sera la période de ponte et meilleure la qualité des oeufs.

Activité sexuelle - saison de reproduction

Les animaux récoltés pendant la saison de reproduction pondent en aquarium sans stimulation particulière. Quand il est recueilli très tôt pendant cette saison, le Triton alpestre pond durant une période de 1 à 2 mois. Cela si la température du bac est maintenue aux environs de + 15°c. La moyenne journalière des oeufs pondus est de 10 environ. T. taeniatus, T. helveticus pondent respectivement 10 et 3 ou 4 oeufs par jour pendant 3 à 4 semaines. T. cristatus ne pond que quelques oeufs par jour pendant une courte période.

Lorsque les mâles et les femelles d'un stock sain de T. pyrrhogaster sont laissés ensemble après l'hibernation, on peut habituellement obtenir des oeufs fertilisés. Cela même en captivité. Cette méthode d'obtention des oeufs reste toutefois aléatoire car on ne peut compter ni sur le nombre d'oeufs qui sera pondu ni sur la période à laquelle ils le seront.

Conservation des oeufs et des larves

La température optimale se situe entre + 15°c et + 20°c.

Le développement de T. alpestris devient anormal au-dessous de + 10°c. Les données sur le déroulement du développement embryonnaire ont été données par KNIGHT (1938) pour T. alpestris, par GLADNER (1925) et GLUCKSOHN (1931) pour T. taeniatus, par GALLIEN et BIDAUD (1959) pour T. helveticus et par ANDERSON (1943) pour T. pyrrhogaster.

Les larves peuvent rester strictement aquatiques à condition qu'on ait soin de placer dans leur bac pendant et après la métamorphose, des plantes aquatiques grâce aux quelles elles pourront atteindre la surface.

Il est relativement difficile de garder les larves après la métamorphose. Toutefois, celle-ci peut être retardée en plaçant un petit nombre d'animaux dans un volume d'eau plus grand.

Pendant la métamorphose, les larves ne se nourrissent pas et il arrive souvent qu'une fois celle-ci passée, elles aient perdu l'habitude de se nourrir. Il faut alors les faire manger manuellement jusqu'à ce qu'elles se soient complètement réhabituées.

Des daphnies ou de petits vers peuvent leur être donnés et leur régime progressivement augmenté jusqu'à la distribution de viande hachée.

OVULATION ARTIFICIELLE ET INSEMINATION ARTIFICIELLE

La production d'oeufs de

T. pyrrhogaster peut être accélérée et contrôlée en implantant sur les femelles de petits morceaux frais d'hypophyse de boeuf, de grenouille ou de Triton. Les meilleurs résultats sont obtenus par implantation sous anesthésie d'un fragment de 3 mm 3 environ. Ceci est réalisé en sous cutané sur une des faces latérales ou sous la mâchoire inférieure. Si l'on utilise un implant plus important, la femelle risque de pondre une grosse proportion d'oeufs anormaux.

Les femelles commencent à pondre quelques jours après et continuent pendant une période d'une à trois semaines. Lorsque l'implantation n'a pas déclenché la ponte ou que celle-ci s'est arrêtée trop tôt, l'opération peut être répétée. Dans ces conditions, on peut travailler avec une femelle pendant 3 à 4 semaines. Après une période de repos de 2 mois avec une alimentation normale, de nouvelles implantations peuvent être réalisées. La température optimale pour la ponte se situe entre 18° et 20°c.

La stimulation hypophysaire n'a pas été couronnée de succès chez les mâles. La méthode exposée ci-dessus n'est donc valable, pour avoir des oeufs fécondés, que si les mâles déposent spontanément des spermatophores. Ceci arrive d'ailleurs la plupart du temps lorsqu'ils ont subi une hibernation.

Les animaux peuvent être gardés en inactivité à + 10°c mais il est nécessaire de les nourrir. En vue d'obtenir des oeufs en automne, les animaux doivent être gardés

en hibernation jusqu'à un mois environ de la date à laquelle on désire les oeufs. (Donnée de K. HARA, communication personnelle et de STREET 1940). D'après HAMBURGER (1960), les sujets recueillis dans la nature peuvent pondre des oeufs fertiles en dehors de la saison des amours. On arrive à ce résultat en injectant aux femelles des extraits d'hypophyse de grenouille. On compte pour la fécondation sur la présence de spermatozoïdes toujours en activité à l'intérieur de la spermathèque. Ceux-ci en effet, restent longtemps fonctionnels.

D'après STEFANOVA (communication personnelle), la ponte peut être induite chez les Tritons européens par l'injection aux femelles, 2 jours consécutifs, de 100 U. I d'hormone gonadotrophique et aux mâles de 50 U.I. le second jour. Les injections se font par voie intrapéritonéale en utilisant une aiguille courte. Les oeufs fertiles sont pondus une semaine après environ.

L'insémination artificielle, dans le but d'obtenir des hybrides, nécessite le sacrifice du mâle et de la femelle. La méthode opératoire a été décrite par HAMBURGER (1960) et RUGH (1962).

ANESTHESIE

Les substances utilisées pour l'anesthésie des Tritons sont les suivantes :

- M S 222 (tricaïne méthane sulfonate) : de 0,02 à 0,03 % pour les larves
  de 0,03 à 0,1 % pour les adultes.

- Chlorétone : de 0,03 à 0,05 % pour les larves,
  de 0,1 à 0,2 % pour les adultes.

- Urethane (ethylcarbonate) : de 1 % à 2 % pour les adultes.

L'anesthésie complète s'obtient en 15 à 30 mn et dure plusieurs heures.

- Chlorbutol : à 0,005 % pour les larves.

L'anesthésie s'obtient en 10 mn .

MALADIES

On trouve quelquefois, dans les bacs, des animaux morts noyés. Ce n'est pas le résultat d'une affection. Cela tient la plupart du temps à ce que les animaux n'ont pas pu se libérer de leur mue, cet emprisonnement entraînant la noyade.

Les maladies de peau, si elles sont fréquentes sont en général bénignes et se traitent très bien par désinfection au mercurochrome ou à la chloramine.

Il existe toutefois une affection de la peau décrite sous le nom de "MOLCHPEST" par JACOB (1909),

KLINGELHOFFER (1955) et REICHENBACH-KLINKE (1965). Celle-ci se caractérise par des troubles de la mue, des vésicules sur le museau, des taches de moisissure et des pétéchies surtout sur les membres et la queue. On observe aussi une inappétence et une tendance à quitter le milieu liquide. La cause en est encore inconnue mais cette affection survient surtout lorsque les animaux ont été gardés longtemps dans des conditions hygiéniques défectueuses, pendant le transport ou l'hibernation par exemple. L'issue en est en général fatale. La désinfection des animaux sains et des bacs se fait au CHINOSOL.

En laboratoire, le triton est principalement employé dans quatre types de recherche :

- la recherche sur le cancer,
- les études sur la régénération,
- l'embryologie,
- la physiologie.

Nous en traiterons successivement en nous efforçant de donner pour chacun d'eux suffisamment d'exemples pour illustrer le rôle du triton dans les différentes sortes d'expérimentations.

Etant donné la diversité et le nombre des études réalisées dans divers pays, nous avons cru nécessaire de les réunir et de les classer suivant ces quatre rubriques.

Il va sans dire que, vue l'étendue du sujet, cette liste n'est absolument pas exhaustive. Nous nous sommes volontairement limités à quelques études parmi les plus

récentes. Une présentation plus complète n'apporterait pas davantage à notre propos qui ne veut être qu'une simple illustration. Cela ne signifie pas que nous tenons comme négligeables les études faites antérieurement mais nous avons voulu serrer autant que faire se pouvait l'actualité.

I - La recherche sur le cancer

Dans deux livres qui font autorité "Cancérologie comparée" (1960) et "Les Leucoses animales" (1968), le Professeur Charles LOMBARD mentionne à plusieurs reprises le triton et les urodèles comme sujets d'expérience. Dans le dernier, il mentionne en particulier l'existence d'un lymphosarcome des urodèles découvert chez T. pyrrhogaster, décrit et étudié par INOUE (1954).

Il signale d'ailleurs très souvent INOUE pour ses travaux sur une tumeur viscérale d'apparition spontanée chez T. pyrrhosgaster (INOUE 1954) et sur sa faculté de transplantation (INOUE 1954).

INOUE et SINGER reprennent plus tard cette étude pour définir la transmissibilité et l'histopathologie de cette tumeur (1963).

De même, STOLK (1958) étudie la possibilité de transplantation d'un fibrome cutané du T. taeniatus.

En ce qui concerne l'apparition spontanée de ces tumeurs, signalons aussi l'étude de RICKENBACHER (1950) sur un carcinome spontané chez le triton alpestre.

Charles LOMBARD cite en outre les observations de MORI (1954) sur un sarcome hépatique du triton japonais.

Dans "Cancérologie comparée" (1960) Ch. LOMBARD cite deux études sur la transmissibilité de l'épitélioma cutané : celle de MURRAY (1908) sur le Triton crêté et celle de CHAMPY et Melle CHAMPY (1932) sur le Triton alpestre.

En ce qui concerne la cancérogénèse et les agents cancérigènes, signalons deux études de ARFFMANN (1963 et 1964) sur le triton en tant que sujet permettant de définir l'action cancérigène de tel ou tel produit dont conclut que le triton peut être utilisé comme test rapide tout au moins en ce qui concerne l'action des hydrocarbures polycycliques.

La spécificité de ce test est suffisante et en accord avec les réponses fournies par les mammifères. Le seul problème est la petite taille des sujets et c'est pour cette raison qu'on préfère le Triton alpestre au Triton vulgaire.

II - Etudes sur la régénération

Nous pouvons séparer les études faites à ce sujet en deux catégories :

- celles qui portent sur les phénomènes et mécanismes survenant pendant la régénération,
- celles qui s'occupent des facteurs régissant la régénération.

1 - Phénomènes et mécanismes survenant pendant la régénération :

Ces études portent surtout sur la localisation ou l'activité de différentes substances biologiques ou hormones durant la régénération.

- Catalase et Aldolase dans le foie du T. viridescens en régénération et porteur de tumeurs. ROTHBARD (1959).

- Synthèse des protéïnes des muscles squelettiques chez l'embryon et dans le régénérat du triton. (OGAWA (1962).

- Les enzymes protéolytiques dans la régénération de la queue de T. cristatus adulte. BELLINI et coll. (1962).

- Synthèse d'une Arnase dans les cellules iridiennes du triton en transformation régénérative en cellules cristaliniennes. YAMADA et KARASAKI (1963).

- Les diaphorases chez le triton en régénération. NIWELINSKI (1962).

- Distribution des polysaccharides dans le membre antérieur en régénération du triton adulte (T. viridescens) . SCHMIDT (1962).

- Distribution des phosphatases alcalines dans le membre antérieur en régénération du triton adulte (T. viridescens). SCHMIDT (1962).

- Répartition des enzymes protrolytiques et incorporation de glycine marquée au 14 C dans la queue en régénération de T. cristatus BUONGIORNO - NARDELLI et MASSAN (1963).

- Activité acétylcholinesterasique dans la régénération du membre antérieur du triton adulte. SINGER et COLL (1960).

- Localisation des phosphatases acides dans les muscles striés et les tissus contigus de la queue en régénération du triton crêté BERTOLINI et MORETTI (1961).

- Variations électrolytiques dans les tissus pendant le développement larvaire, la métamorphose et la régénération de Triturus cristatus BURKART (1972).

- Les relations entre l'antérolypophyse et le pancréas pendant la régénération de la queue du triton adulte VETHAMANY-GLOBUS et LIVERSAGE (1973).

- Changements histochimiques dans la régénération de la queue de T. cristatus en l'absence ou en présence de proencéphale PREDA et COLL (1962).

- Contrôle neurotrophique de la synthèse des protéines dans la régénération des membres du triton. LEBOWITZ et SINGER (1970).

- Dépendance neurotrophique de la synthèse des macromolécules dans le régénérat des membres du triton. SINGER et GASTON (1972).

2 - Facteurs et substances agissant sur la régénération :

- Action des substances cancérigènes sur le régénérat de la queue de Triturus alpestris DARQUENNE (1971).

- Action des rayons X sur la régénération des cellules cristalliniennes de triturus viridescens adulte. DONALDSON (1972).

- Effets de la thyroxine sur la régénération des membres chez T. viridescens. HAY (1956).

- Inhibition de la régénération des membres du triton par la thyroxine. HAY (1956).

- Influence de la castration sur la vitesse de régénération des membres du triton. DURAND (1963).

- Effets des vitamines A, B_1, C et de la nocotinamide sur la régénération des muscles striés de T. cristatus. DEGAN et ASANDEI (1958).

- Régénération des membres de T. viridescens après une première injection à haute dose de cortisone répétée à petites doses. WILLIAMS (1959).

- Effets de la dénervation du jeune régénérat de membre du triton. BRYANT et COLL (1971).

III - Embryologie et reproduction :

Nous pouvons tout d'abord citer quelques études intéressantes sur les ovocytes de triton :

HOPE, HUMPHRIES et BOURNE ont publié plusieurs travaux, en particulier dans le cadre d'une étude sur le développement ultrastructural des ovocytes de triton (T. viridescens).

- Les relations entre leur développement et les cellules solliculaires (1963).

- La formation du vitellus (1964).

- Les changements cytoplasmiques et la formation des pigments (1964).

SPORNITZ et KRESS ont repris ces données pour publier en 1973 une étude ultrastructurale sur l'ovogenèse de quelques amphibiens européens.

Madame HARRICANE et SENTEIN font en outre une étude en microscopie électronique de l'appareil de Golgi des ovocytes de triton (1973).

Toujours sur ce même sujet, MAC GREGOR et SUSAN J. MOON publient en 1971 quelques mesures sur les ovocytes d'amphibiens.

MUIR et WHITLEY quant à eux, étudient la variation de la concentration en sodium du noyau des ovocytes de triton pendans leur maturation (1972).

DI PRISCO et collaborateurs étudient in vitro le métabolisme du cholestérol et de la testochrone dans le testicule de T. cristatus (1972).

De même, en 1973, publient-ils une étude sur l'identification et la synthèse des hormones stéroïdes dans l'ovaire de T. cristatus.

Le triton permet aussi de s'attaquer à la compréhension des phénomènes biochimiques durant l'embryogenèse. Les quelques études suivantes nous serviront d'exemple :

- Variation de l'A.D.N. et de l'A.R.N. pendant le développement embryonnaire des urodèles. CHEN (1960).

- Variation de l'A.D.N. et de l'A.R.N. pendant le développement embryonnaire d'un hybride mérogonique du Triton palmé (♀) et du triton crêté (♂). CHEN et ZELLER (1961).

- Etudes sur le problème de la constance de l'A.D.N. pendant l'embryogenèse. LOHMANN (1972).

- Nature chimique des stades embryonnaires. RUSEV (1960).

- Influence de l'acide hydrocyanique sur la vitesse de segmentation et la respiration du triton alpestre pendant son développement embryonnaire. TIEDEMANN (1956).

- Action de la novocaïne sur le développement de la larve du triton alpestre. KOLLER (1961).

- Chromatographie sur échangeur d'ion des acides aminés libres pendant l'embryogenèse des amphibiens. BRIEGEL et COLL (1969).

Signalons aussi les études sur la caractérisation chromosomique faites sur le triton marbré par NARDI, RAGGHIANTI et MANCINO (1972) et celles d'EDSTROM et GALL (1963) Mac GREGOR et CALLAN, quant à eux ont étudié les effets de divers enzymes sur les chromosomes de triton crêté (1972).

IV - Physiologie :

Pour ce qui est de ce dernier paragraphe que nous avons intitulé "Physiologie", il convient de prévenir qu'il regroupe des expériences de nature très dissemblable. Nous les avons rassemblées dans cette rubrique dans un but de simplification.

1 - Endocrinologie :

Quelques études sur l'iode et la thyroïde. Nous avons d'ailleurs déjà mentionné quelques travaux sur la thyroxine dans le chapitre sur la régénération.

- Action de la thyroxine sur la peau du triton alpestre. CLARK et KALTENBACH (1961).

- Activité de la thyroïde pendant la période terrestre et adulte de T. viridescens WATERMAN et GRANT (1961).

- Observations sur les protéines iodées de la thyroïde du triton crêté traité à la méthyl thiouracile. ANDREOLETTI et COLL (1971).

- Premiers résultats de l'étude du métabolisme de l'iode chez les amphibiens goitreux et sains. CHIBON et VERAIN (1970).

- Existence de goitres chez le triton Pleurodèles waltlii - Etude comparée du fonctionnement thyroïdien d'amphibiens goitreux et sains. CHIBON et VERAIN (1973).

- Changements ultrastructuraux des parathyroïdes de T. pyrrhogaster traité aux phosphates. ISONO et COLL (1971).

- Observation sur les effets d'une adenohypophysectomie subtotale sur quelques glandes endocrines du triton crêté. MAZZI et VALDO (1971).

- Caractéristiques microscopiques, submicroscopiques et histoenzymologiques de l'épiderme du triton hypophysectiomié. LODI (1971).

2 - Foie et Pancréas :

- Altérations ultrastructurales des cellules B du pancréas provoquées par l'Alloxan, chez T. vulgaris. TRANDABURU et COLL (1971).

-Protéïnes sériques et chimériques du foie des chimères entre P. waltlii et T. alpestris. CHARLEMAGNE et COLL (1971).

- Fraction phosphorée et respiration des tissus dans le foie et le tégument de T. cristatus. GHISCOIASIU et PORA (1963).

– Les relations entre l'antérohyspophyre et le pancréas pendant la régénération de la queue du triton adulte. WETHAMANY-GLOBUS et LIVERSAGE (1973).

3 - Rein :

– Localisation de l'activité phosphatasique alcaline dans les cellules interrénales du triton crêté. BERCHTOLD et MUGON (1971).

– L'appareil justaglomérulaire du mésonéphros du triton crêté. BELLOCCI (1971).

– Analyse expérimentale sur le développement d'un pronéphros chimérique chez Triturus et Bombina. BOSSHARD et COLL (1971).

4 - Appareil circulatoire :

– Electrophorèse sur papier des protéines sériques du triton. KIORTSIS V. ET M. (1960).

– Electrophorèse sur papier des protéines sériques de T. cristatus, T. marmoratus et de leur hybride naturel T. blasii. KIORTSIS V. ET M. (1963).

–Influence de la position assymétrique de la veine vitelline sur le développement des viscères chez l'embryon de triton. VON KRAFT et ARNE (1971).

– Investigation sur la pathologie comparée de l'athérosclérose spontanée. CUCU (1971).

- Etude sur la différenciation de fragment de coeur d'amphibien en culture de tissus. IDE et FUMIO (1971).

Nous citerons enfin, en manière de conclusion, pour terminer cette liste déjà longue, deux études :

- La structure du pigment épithélial et des cellules photoréceptives de T. viridescens. DICKSON (1971).

- Le devenir de segments de moelle épinière transplantés en sous cutané à des tritons adultes dans des conditions autoplastiques et homoplastiques. FILONI et MARGOTTA (1969).

CONCLUSION

Cette étude n'a voulu être qu'une approche et c'est volontairement que nous ne sommes pas entrés dans les détails surtout en ce qui concerne l'utilisation de l'animal en laboratoire.

Nous espérons toutefois que cette thèse aura contribué à mieux faire connaître le Triton et sa zoologie et qu'elle pourra servir de base à des études plus approfondies sur cet animal.

Précieux par les enseignements qu'il a pu fournir à la science, cet habitant des mares qui sait pourtant être gracieux et chatoyant, aura, nous l'espérons, acquis un peu de ce respect qui est du à tout être vivant.

Vu : le Professeur de
l'Ecole Vétérinaire
rapporteur

Professeur BRIZARD

Vu : le Directeur
de l'Ecole Vétérinaire

Professeur R. LAUTIE

Vu : le Président de la Thèse

Professeur GAYREL

VU ET PERMIS D'IMPRIMER

Toulouse, le 17.1.1975

Le Président
de
l'Université Paul Sabatier

Professeur LARENG

BIBLIOGRAPHIE

1 - Anduoletti gian Emillio, Carla Vaccaniro Vottero et Alberto Peyrot :

"Observation on iodinated proteins of the thyroid in methyl - thiouracil - treated crested newt."

Atti. Accad. Sci. Torino 1971 105 (3) : 423-426.

2 - Arffman E.

"The newt test for carcinogenicity III. Non carcinogenic and weak carcinogenic hydrocarbons".

Actapathol. Microtiol. Scand. 1963 57 (4) : 375-394.

3 - Arffman E.

"The newt test for carcinogenicity. IV. Supplementary experiments on specificity".

Acta Pathol. Miniobiol. Scand. 1964 60 (1) : 13-26.

4 - Bellini Soreta et Alberta Magui Polzonetti

(Proteolytic enzymes in the regeneration of the tail of adult Triturus cristatus and the larvae of Bufo vulgaris".

Rend. Ist. Sci. Univ. Camerino 1962 2-3, 211-218.

5 - Bellocci M. Picardi R et DE MARTINO C.

"The juxta glomerular apparatus in the mesonophros of the newt (T. cristatus)".

Z. Eellforsch Mihroshop Anat. 1971 114 (2) : 203-219.

6 - Berchtold, J.P. et HUGON J.S.

"Localisation ultrastructurale de l'activité phosphatasique alcaline dans les cellules interrénales d'un amphibien urodèle : T. cristatus.

7 - Bertin L.

La vie des animaux
Larousse, Paris, 1950.

8 - Bertolini B. et Moretti M.T.

"Localisation of acid phosphatase in the striated musculature and connective tissue of the regenerating tail of Triturus cristatus".

Atti Accad. Nazl. Lincei., Rend., Classe Sci. Fir., Mat. Nat 1961 31, 172-175.

9 - Bosshard H.J.

"Experimental analysis of the development of chimeric pronephros in Triturus and Bombina".

Wilherlm Roux Arch. Eutwicklung Mech. Org. 1971 - 168 (4) : 282-303.

10 - Boulenger G.A.

"Les batraciens et principalement ceux d'Europe".

Douin - Paris 1910.

11 - Bourgeois M.

"Tortues, grenouilles, salamandres et Tritons".

Bornemann - Paris 1965.

12 - Buongiornio - Nardelli M. et Hassan G.

"Regional distribution of proteolytic enzymes and incorporation of 14 C - Labeled glycine in the regenerating tail of Triton cristatus".

Rend. Ist. Sci. Camerino 1963 4 (3) : 156-169.

13 - Briegel - Hanimann F.

"Ion exchange chromatographic investigation of free aminoacids and derivates during the embryogenesis of amphibians (T. alpestris and helveticus)".

Rev. Suisse. Zool. 1969 76 (4) : 865-901.

14 - Bryant S.V., Fyle D. et Singer M.

"The effect of denervation of the ultrastructure of young limbregenerates in the newt Triturus".

Develop. Biol. 1971 24 (4) : 577-595.

15 - Burkart T.

"Changes of the electrolyte content in amphibian tissues during larval development, metamorphosis and regeneration (T. cristatus carnifex)".

Z. Zellforsch Mibrosh. Anat. 1972 28 (1) : 57-76.

16 - Champy Ch.

"L'epithelioma cutané transmissible du triton alpestre."

17 - Charlemagne J. et Houillon C.

"Protéines siriques et chimériques du foie des chimères entre les amphibiens urodèles Pleurodèles waltlii et T. alpestris Caurenti".

C.R. Heb. sceances acad. SCI. SER. D. SCINATUR. (Paris) 1971 272 (8) : 1155-1158.

18 - Chen P.S.

"Changes in desoxyribonncleic acid and ribonnclic acid during embryonic urodele development".

Exptl. Cell Research 21 : 523-524.

19 - Chen P.S. et Zeller Ch.

"Changes in DNA and RNA during embryonic development of the merogonic combination Triton palmatus (female) X Triton cristatus (male).

Experientra (Univ. Amich) 1961 17 : 177-178.

20 - Chibon P. et Vérain A.

"Premiers résultats de l'étude du métabolisme de l'iode chez les amphibiens urodèles goitreux et sains".

C.R. Soc. Biol. 1970 164 : 2251-2255

21 - Clark N.B. et Kaltenbach J.C.

"Direct action of thyroxine on skin on the adult newt".

Gen. Comp. Endocrinol. 1961 1 : 513-518.

22 - Collins J.M.

"Amplification of ribosomal ribonucleic acid cistrons in the regenerating lens of Triturus".

Biochemistry (Univ. Richmond. USA) 1972 - 11 (7) : 1259-1263.

23 - Cristea M. et Gracium O.

"Histochemical changes is regeneration of Triturus cristat us tail in the presence and the absence of forebrain".

Morfol. Norm. Patol. (Bucharest) 1972 - 7 : 305-310.

24 - Cucu F.

"Investigations on the comparative pathology of spontamous atherosclerosis: III. Aortic and coronary intima in vertebrater".

Rev. Roum. Med. Interne, 1971 8 (4) : 391-400

25 - Darquenne J.

"Action des substances cancérigènes sur le régénérat de la queue de Triturus alpestris laur.".

C.R. Heb. Sceances acad. Sci. (Paris) 1971 - 273 (16) : 1460-62.

26 - Degan C. et Asandei A

"The regeneration of striated muscles under the effect of the vitanius A, B_1, and C nicotinamide in Triturus cristatus".

Acad. rep. populare Romîne, Filalia Cliy, Studii cercétari biol., 1958 - 9 : 151-158.

27 - Dickson D.H. et Hollenberg M.J.

"The fine structure of the pigment epithelium and photoreceptor cells of the newt, T. viridescens dorsalis".

J. Morphol. (Victoria, Australie) 1971, 135 (4) : 389-431.

28 - Di Prisco C. L. et collaborateurs

"Identification and biosynthesis of steroïd hormones in the ovary and fat bodies of female T. cristatus carnifex".

Comp. Biochem. Physiol. B. Comp. Biochem, (Camerino, Italy) 1973 - 40 (1 B) : 53-60.

29 - Di Prisco C.L. et collaborateurs

"In vitro metabolism of cholesterol - 4 - ^{14} C and testosterone - 4 - ^{14} C

in testes and fat bodies of T. cristatus carnifex".

Comp. Biochem. Physiol. B. Comp. Biochem., 1972 - 41 (1) : 245-249.

30 - Donaldson D.J.

"Effects of X - irrodiations on lens regeneration in adult Triturus viridescens".

Anat. Rec. (Memphis, USA) 1972 - 172 (1) : 45-55.

31 - Durand N.

"Influence de la castration sur la vitesse de régénération des membres du Triton, Triturus alpestris".

C.R. Soc. Biol. (Univ. Lyon) 1963 - 157 : 821-823.

32 - Edstrom J.E. et Gall J.G.

"The base composition of ribonncleic acid in lampbrusch chromosomes, nucleoli ; nuclear sap, and cytoplasm of Triturus ovocytes".

J. Cell. Biol. (Univ. Goteborg, Swed) 1963 - 19 : 279-284.

33 - Filoni S. et Margotta V.

"Behavior of segments of spinal medulla transplanted subcutaneously in adult tritons in autoplastic and homoplastic conditions".

Acta Embryol. Exp. (Roma, Italy) 1969 - 2/3 : 169-196.

34 - Ghiscoiasiu M. et Pora E.A.

"Phosphorus fractions and tissue respiration in the liver and in tegument of Triturus cristatus".

Studia Univ. Babes - Bolyai, Ser. Biol., 1963 - 8 (2) : 133-135.

35 - Grassé P.P. et collaborateurs

"La vie des Animaux"

Larousse - Paris 1969.

36 - Guibé J.

"Les batraciens".

P.U.F. - Paris 1965

37 - Harricane M.C. et Sentein P.

"Etude en microscopie électronique de l'appareil de Golgi des ovocytes de Triton".

C.R. Acad. Sc. Paris 1973 - 277 : 1499-1502.

38 - Hay E.D.

"Inhibition of lim regeneration in the newt by thyroxine".

Bull. Sohns Hopkins Hosp. 1956 - 98 : 407-408.

39 - Hay E.D.

"Effects of thyroxine on limbregeneration in the newt Triturus viridescens".

Bul. Johns Hopkins Hosp. Baltimore 1956 - 99 : 263-279.

40 - Hope J., Humphries A. et Bourne G.H.

"Ultrastructural studies on developing ovocytes of the salamander Triturus viridescens I. the relationship between follicle cells and developing ovocytes".

J. Ultrastruct. Res. 1963 - 9 : 302-324.

41 - Hope J., Humphries A. et Bourne G.H.

"Ultrastructural studies on developing ovocytes of the salamander Triturus viridescens II. the formation of yolk".

42 - Hope J., Humphries A. et Bourne G.H.

"Ultrastructural studies on developing ovocytes of the salamander Triturus viridescens III. Early cytoplasmic changes and the formation of pigments".

J. Ultrastruct. Res. 1964 b, 10 : 557-566.

43 - Ide F. et Amano H.

"Further studies on the diffenciation of the amphibian heart rudiment in tissue culture".

Arch. Biol. Univ. Med., Kyolo, Japon, 1969 - 80 (4) : 443-450.

44 - Inone S.

"Experiments on the potency of the tumor supernatant and the peritonal exudate of the newt T.pyrrhogaster leaning spontaneously originated uisceral tumor".

Gumma J. Med. SC. 1954 - 3 :269-270

45 - Inone S.

"On the transplantable spontaneous visceraltumor is the newt triturus pyrrhogaster".

Sc. Rep. Res. Inst., Tokohu Univ., 1954 - 20 : 226-236.

46 - Inone S. et Singer M.

"Histopathology of a spontanously originated visceral tumor in the newt Triturus pyrrhogaster".

Cancer Res., 1963 - 23 : 1679-1684.

47 - Isono H et collaborateurs

"Ultrastructural change in the parathyroïd gland of the phosphate treated newt Triturus pyrrhogaster".

Arch. Hist. Jap., 1971 - 33 (5) : 357-370.

48 - Kiortsis V. et Kiortsis M.

"Paper electrophoresis of triturus serum proteins".

Rev. Suisse Zool., 1960 - 67 : 119-127.

49 - Kiortsis V. et Kiortsis M.

"Electrophoresis of serum proteins of triturus cristatus, triturus marmoratus, and their natural hybrid T. blasii".

Compt. Rend. Univ. Athens 1963 - 256 : 814-816.

50 - Koller O.

"Developmental - mechanical action of novocaïne on salamander larval (Triturus alpestris)."

Zool. Ang. 1961 - 167 : 245-254.

51 - Lebowitz P. et Singer M.

"Neurotrophic control of proteins synthesis in the regenerating limb of the newt triturus".

Nature (London) 1970 - 225 (5235) : 824-827.

52 - Lee I.P. et Dixon R.L.

"Effects of procarbazine on spermatogenesis determined by velocity sedimentation celle separation technique and serial maturing".

J. Pharmacol. Exp. Ther. 1972 181 (2) : 219-226.

53 - Lodi G. et Bani G.

"Microscopic, submicroscopic et histoenzymologic fractures of the epidermis of the normal hypophysectomized crested newt."

Boll. Zool., Torino, Italy 1971 38 (2) : 111 - 125.

54 - Lohmann K.

"Studies on the problem of DNA constancy during embryogenesis (Urodela, Triturus vulgaris)."

Wilhelm Roux, Arch. Entwichlungmech Org., 1971 - 168 (4) : 350-358.

55 - Lombard Ch.

"Cancérologie comparée".

Imprimerie Ouvrière, Toulouse 1960 43 - 231-232.

56 - Lombard Ch.

"Les leucoses animales".

I.N.R.A., Paris, 1968 - 166.

57 - Mac Gregor H.C. et Callan H.G.

"The effects of enzymes on the chromosomes of Triturus cristatus"

Quart. J. Microscop. Sci., Univ. Saint-Andrews, Scot., 1962 - 103 : 173-203.

58 - Mac Gregor H. C. et Moon S.J.

"Some measurements on amphibian ovocyte nucleoli".

Z. Zellforsh Microscop. Anat. 1971 122 (2) : 273-282.

59 - Mazzi V.

"Preliminary observation on the effect of subtotal adenohypophysectomy on some endocrine glands in the crested newt. Contribution to the pituitary histophysiology".

Att. Accad. Sci. Torino. I. Cl. Sci. Fis. Mat. Nat., 1971 - 105 (4) : 639-645.

60 - Muir C. et Whitley J. E.

"Variation in the nuclear sodium concentration of newt ovocytes during maturation".

J. Cell. Sci. Univ. St-Andrews, Scott., 1972 - 10 (2) : 325-338.

61 - Mori H.

"Observations of the liver sarcoma in the newt Triturus pyrrhogaster".

Sc. Rep. Res. Inst., Tokohn Univ., 1954, 20 : 187-188

62 - Murray.

"L'épithelioma transmissible du Triton crêté."

63 - Nardi I., Ragghianti M. et Mancino G.

"Characterization of the lampbrush chromozomes of the marbled newt, Triturus marmoratus".

Chromosoma, Italy 1972 - 37 (1) : 1-22.

64 - Niwelinski J.

"Diaphorases in regenerating urodeles".

Folia Morphol., Poland 1962 - 13 (3) : 315-324.

65 - Ogawa Y.

"Synthesis of sheletal muscle proteins in early embryos and regererating tissue of chick and Triturus".

Expl. Cell. Res. 1962 - 26 : 269-274

66 - Reddy J. et Svoboda D.J.

"Natural segregation of nucleolar components of liver cells in newt."

J. Ulstruct. Res., 1972 - 38 (5/6) : 608-613.

67 - Richenbacher J.

"Uber hisspontan enstandenes carcinom bei Triton alpestris".

Rev. Suisse Path., Gen. Bact., 1950 13 : 497-503.

68 - Rostand J. et Tetry A.

"La Vie".

Larousse - Paris 1962.

69 - Rothbard M.

"Catalase and aldolase in livers of regenerating and tumor bearing Triturus viridescens".

Cancer Research, 1959 - 19 : 903-906.

70 - Rusev G.K.

"Chemical nature of stage ontogenins".

Compt. Rend. Acad. Bulgare sci. 1960 - 13 : 459-462.

71 - Sacerdote M.

"Differentiation of echopic retiral structures in the hypothalamohypophysial area in the adult crested newt bearing a permanent hypothalamic lesion".

Z. Anat. Eutwicklungs Gesh. 1971 134 (1) : 49-60.

72 - Schmidt A.J.

"Distribution of polysackarides in the regenerating forelimb of the adult newt."

J. Expt. Zool. 1962 - 149 (3) : 171-184.

73 - Sheridan J. D.

"Electrical coupling between fat cells in newt fat body and mouse brown fat".

J. Cell. Biol., 1971 - 50 (3) : 795-803.

74 - Singer M. et Gaston J. D.

"Neurotrophic dependence of macromolecular synthesis in the early limb regenerate of the newt, Triturus!"

J. Embryol. Exp. Morphol. 1972 - 28 (1) : 1-11.

75 - Singer M., Davis M.H. et Arkowitz E.S.

"Acetylcholinesterase activity in the regenerating forelimb of the adult newt, Triturus".

J. Embryol. Exp. Morphol. 1960-8 (2) : 98-111.

76 - Spornitz U. M. et Kress A.

"Ultrastructural studies of 0 ogenesis in some european amphibians".

Z. Zellforsch 1973 - 143 : 387-407.

77 - Stanck V.J.

"Le monde animal en 1 001 photos".

Hachette, Paris, 1964.

78 - Stolk A.

"A transplantable fibroma of the skin of the newt Triturus taeniatus".

Experimentia, 1958 - 14 : 243.

79 - Tiedemann He. et Tiedemann Hi.

"Influence of hydrocyanic acid on segumentation rate and respiration of triton alpestris during early embryonic development."

Z. Naturforsch, 1956 - 11b : 666-673.

80 - Trandaburu T. et Ionescu M.

"Ultrastructural alterations in the panneatic - B - cells of the newt (T. vulgaris) induced by Alloxan."

Acat. Anat. 1971 79 (2) : 257-269.

81 - Turchini J.

"Nouvelle application des fluorones à l'étude des structures nucléaires".

Fine structure of cells, sympasium, Leiden, 1954 - 151-156.

82 - U.F.A.W. (Staff of)

"The UFAW handbook on the care and management of laberatory animals".

E & S Linvingstone Ltd, Endinbugh and London, 1967 - 882-892.

83 - Vérain A. et Chibon P.

"Existence de goitres chez le Triton Pleurodeles waltlii".

Etude comparée du fonctionnement thyroïdien d'amphibiens goitreux et sains.

Annales d'endocrinologie 1973 - 34 : 606.

84 - Vethanany-Globus S. et Liversage R.

" The relationship between the anterior pitnitary and the pancreas in tail regeneration of the adult newt."

J. Embryol. Exp. Morph. 1973 30 (2) : 415-426.

85 - Von Kraft A.

"The influence of severe lateral defects on the position of the vitelline vein and the viscera in Triturus embryos".

Wilhelm Roux, Arch. Entwichlungmerch org., 1971 - 168 (4) : 350-358.

86 - Von Kraft A.

"The apparence and development of the vitelline vein and its relation to asymetry of the viscera in urodeles".

Wilhelm Roux, Arch. Entwichlungmerch org., 1971 - 168 (4) : 332-249.

87 - Watermann J. et Grant W.C.Jr.

"Thyroïd activity of the terrestrial (red eft) and adult phases of the newt Diemictylus (Triturus) viridescens".

Pathol. et Biol. semaine hop., 1961 - 9 : 667-670.

88 - Williams D. D.

"Limb regeneration in the salamander, Triturus viridescens after large initial and during prolonged smaller injections of cortisone acetate".

Endocrinology 1959 - 64 : 292-296.

89 - Yamada T. et Karasaki S.

"Nuclear ribonnclease acid synthesis in newt iris cells engaged in regenerative transformation into lens cells".

Develop. Biol. 1963 - 7 : 595-604.